Beitrag zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Farnblattes (Pilularia globulifera L.)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde
der Hohen Philosophischen Fakultät
der Universität Marburg

vorgelegt von

Käte Funke
aus Breckerfeld i/W.

Mit 57 Textabbildungen

Marburg 1932

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin

Als Dissertation angenommen am 24. Nov. 1930
Berichterstatter: Herr Prof. Dr. P. Claussen.
Tag der mündlichen Prüfung: 10. Dezember 1930.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus
„Planta", Archiv für wissenschaftliche Botanik
Band 18, Heft 1/2

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555603_0143

A. Einleitung.

Über Bau und Entwicklung des Farnblattes finden sich in der Literatur eine Reihe von Arbeiten, die dem Problem an Hand der verschiedensten Objekte nahegetreten sind. Erwähnt seien die Untersuchungen von Sadebeck (1873) an *Asplenium Serpentini* und *Aspidium filix mas*, ferner die von Kny (1875) an *Ceratopteris thalictroides* und die von D. S. Johnson (1898) an *Marsilia* und *Pilularia*, die nicht unwesentlich ergänzt wurden durch die Arbeit von Schneider (1913). Wohl zeitigten vor allem die Arbeiten von Johnson und Schneider wertvolle Ergebnisse, doch beschränken sie sich, wie alle anderen, auf die ersten Stadien der Entwicklung, unter Ausschluß der Gewebedifferenzierungen. Es ist infolgedessen nicht möglich, nach den vorliegenden Untersuchungen ein geschlossenes Bild von dem gesamten Entwicklungsgang eines Farnblattes zu erhalten.

In der vorliegenden Arbeit soll daher eine Darstellung eines solchen Entwicklungsganges gegeben werden, in der Art, wie es von Zawidzki (1912) für das nicht eingerollte *Salviniablatt* durchgeführt wurde. Ich wählte als Objekt das spreitenlose, aber typisch eingerollte Blatt von *Pilularia globulifera*, das mir infolge seiner Einfachheit am besten geeignet schien, die räumlichen Verhältnisse klarzulegen und damit auf die Bearbeitung spreitenbildender Farnblätter vorzubereiten. Außerdem gab *Pilularia* die Möglichkeit, die Entwicklung der für die Wasserfarne typischen Luftkammern zu verfolgen. Zum Studium der Entfaltungsbewegung zog ich außerdem *Osmunda regalis* heran, das wegen seiner Größe zu Messungen besonders geeignet war.

B. Technisches.

I. Material.

Das Material von *Pilularia globulifera* stammt aus einem Betonbecken mit regulierbarem Wasserstand im Freiland des Botanischen Gartens zu Marburg. Hier bildete *Pilularia* einen dichten, jährlich reich fruchtenden

Rasen. Die jungen Pflanzen konnte ich daher aus Kulturen gewinnen, die ich im Frühjahr 1928 mit selbst geernteten Sporen ansetzte. Ich nahm Sporen aus den am Ort überwinterten Sporocarpien sofort nach deren Aufplatzen in Kultur, indem ich sie auf Schlamm vom Standort in kleine Aquarien brachte. In diesen an einem Westfenster bei Zimmertemperatur gehaltenen Kulturen trat nach wenig Tagen die Befruchtung und Keimung ein. Für die Befruchtung ist wichtig, daß die Makrosporen nicht aus der Schleimmasse isoliert werden, und daß dauernd genügend bewässert wird, um die für die Bewegung der Spermatozoiden nötige dünnflüssige Konsistenz des Schleimes zu gewährleisten. Zur Weiterzucht pikierte ich die Keimpflänzchen, nachdem der Cotyledo eine gewisse Größe erreicht hatte, auf ein Gemisch von weißem Torf, Sand und etwas Komposterde in flachen, unglasierten, durchlöcherten Tonschalen. Die Schalen standen in einer wassergefüllten größeren Schale aus glasiertem Ton auf der Südseite des Gewächshauses, vor zu starker Besonnung durch Überdecken mit einer schattierten (Schattierfarbe von Besoke) Glasglocke geschützt. Im Frühjahr 1929 hielt ich die ebenso angesetzten Kulturen an einem Südfenster des Botanischen Institutes mit gleich gutem Erfolg. Das Material stammte aus der Umgebung von Frankfurt a. M. Ich verdanke es der Freundlichkeit von Herrn Dr. Firbas.

Die Blätter für die anatomischen Untersuchungen lieferten mir in der Hauptsache die im Frühjahr frisch austreibenden Winterknospen der älteren Rhizome. Da das *Pilularia*-Beet im Frühjahr 1928 erneuert wurde, hatten die Pflanzen besonders gute Ausdehnungsmöglichkeit und zeigten daher ein rasches, üppiges Wachstum, so daß mir reichliches und kräftiges Material zur Verfügung stand.

II. Fixierung und Herstellung der Präparate.

Wegen der großen Interzellularräume und des Gerbsäuregehaltes der Blätter stieß die *Fixierung* auf einige Schwierigkeiten. Die besten Resultate erzielte ich mit Carnoyscher Flüssigkeit (3 Teile Alkohol absol. plus 1 Teil Eisessig), die, kalt angewandt, den gesamten Zellinhalt sehr gut konservierte. Die Blätter sanken von selbst langsam unter, sodaß sich ein Absaugen der Interzellularenluft erübrigte. Die Fixierungsdauer betrug 10—12 Stunden. Auch heiß angewandt ergab das erwähnte Fixierungsmittel an sich gute Bilder, doch zerstörte es leicht die äußeren Blattschichten, da die Ausdehnung der Luft in den Interzellularräumen die Epidermis über ihnen zum Platzen brachte. Juelsche Flüssigkeit (die ich für Cotyledonen mit bestem Erfolge anwandte) machte ein Evakuieren notwendig, wodurch leicht eine Zerstörung des zarten äußeren Blattgewebes bewirkt wurde. Auch Chromsäure-Eisessig ist in diesem Fall nicht zu empfehlen, da es außer dem erwähnten Nachteil unliebsame braune Fällungen der Gerbsäure hervorrief, die störend wirkten.

Die anatomischen Untersuchungen wurden größtenteils an *Mikrotomschnitten* durchgeführt. Das mit Carnoyscher Flüssigkeit fixierte Material wurde in 100%igem Alkohol ausgewaschen und in Zeitabständen von 15—20 Minuten über die Alkoholchloroformgemische (3 + 1, 2 + 2, 1 + 3) in Chloroform übergeführt, sodann in Chloroformparaffin 10—12 Stunden in den Thermostaten gestellt und in

reines Paraffin vom Schmelzpunkt 52° gebracht. Die Blätter konnten je nach dem Alter nach 1—3 Tagen eingebettet werden. Zur besseren Orientierung färbte ich die kleineren Objekte leicht mit Eosin (gelöst in absolutem Alkohol) vor, das durch Behandlung der Schnitte mit salzsaurem Alkohol (50 ccm 50%iger Alkohol + 1 Tropfen 25%ige Salzsäure) größtenteils wieder entfernt werden konnte und die spätere Färbung kaum beeinträchtigte. — Die Schnittdicke betrug meist 10 μ, seltener 5—8 μ. Die Schnitte wurden hergestellt mit dem Schlittenmikrotom von Jung, Heidelberg. Zum Aufkleben verwendete ich wässerige Gelatinelösung von 0,1%, die in Formaldehyd 24 Stunden gegerbt wurde. Zur Kernfärbung bevorzugte ich Eisenalaun-Hämatoxylin (Heidenhain) im Kurzfärbeverfahren, d. h. ich beizte und färbte mehrere Minuten und differenzierte wenige Sekunden. Zur Gegenfärbung benutzte ich Eosin-Nelkenöl, das ich mehrere Stunden einwirken ließ. — *Handschnitte*, die ich zum Studium der Leitelemente mit heranzog, färbte ich mit Jodjodkalium und zur Aufbewahrung mit Hämalaun oder Gentianaviolett. — Für das Studium der Luftkammern und der Scheitelzelle erwies sich die Untersuchung von *Totalpräparaten* als besonders günstig. Fixiertes Material wurde 1 bis 3 Tage mit 15%iger Kalilauge behandelt, einige Male mit 10%iger Salzsäure und schließlich mit Wasser nachgespült, sodann über mehrere Zwischenstufen in konzentriertes Glyzerin gebracht, worin es sich ausgezeichnet hielt. Sowohl nach Färbung mit Gentianaviolett (gelöst in verdünntem Glyzerin) als auch völlig ungefärbt ermöglichte es die Beobachtung mehrerer optischer Ebenen.

III. Beobachtungsmethoden.

Die mikroskopische Beobachtung erfolgte mit einem Zeiss-Mikroskop mit den Objektiven A, B, D, E und der homogenen Immersion $^1/_{12}$, den Huygensschen Okularen 2, 3, 4, 5 und den Kompensationsokularen 12 und 18. Ich arbeitete hauptsächlich mit Objektiv D und Okular 2 oder mit Immersion $^1/_{12}$ und Okular 2, d. h. mit 340- und 760facher Vergrößerung. Für die Untersuchung lebender Blattkuppen nahm ich die Wasserimmersion D* von Zeiss zu Hilfe, die mir eine Beobachtung unter Wasser ermöglichte. Hierdurch konnten die in Luft störenden Reflexlichter ausgeschaltet werden. Die aufgehellten Blattkuppen, die mir die Scheitelzellaufsicht Abb. 18 lieferten, wurden auf mit Glycerin getränktem Fließpapier orientiert und beobachtet. Bezüglich der Längenmessungen bei der Blattentrollung, die ich an den Blättern von *Osmunda regalis* ausführte, siehe unter Blattentrollung.

IV. Zeichentechnisches.

Die mikroskopischen Bilder entwarf ich sämtlich mit Hilfe des Abbeschen Zeichenapparates, und zwar auf Pauspapier, das sich vor allem für die Weiterverarbeitung der Zeichnungen als äußerst praktisch erwies. Zur Anfertigung der räumlichen Figuren leisteten mir der optische Zeichenapparat nach Günther-Metz von der Firma E. Leitz, Wetzlar, sowie ein Schraffierapparat und ein Reduktionszirkel — beide von Gebr. Wichmann, Berlin — gute Dienste. Das Blockdiagramm Abb. 19 entstand durch Kombination von Quer- und Längsschnitten. Die Querschnitte wurden der schiefen Parallelprojektion unterworfen, indem sämtliche rechtwinkligen Ordinaten um 45° zur Abszissenachse hin gedreht und auf $^1/_2$ verkürzt wurden. Als besonders praktisch für die Ausführung erwies sich die folgende Methode. Ich legte die zu übertragende Zeichnung auf ein rechtwinkliges Millimeterpapier, dessen Zentimeterabstände ich abwechselnd in zwei Farben ausgezogen hatte. Ein gleichfarbiges Netz stellte ich unter entsprechender Drehung und Verkürzung der Ordinaten her und legte es unter die zu liefernde Zeichnung. Ich konnte auf diese Weise verhältnismäßig leicht die Lage der Zellecken bestimmen und möglichst genau die Zeichnung in Parallelprojektion kon-

struieren. Die zu einem solchen Querschnitt jeweilig in der Größe passenden Längsschnitte mußten in ihrem Zellnetz ein wenig geändert werden, damit Längs- und Querschnitt aneinander paßten. — Die Plastik der Abb. 11 a, 26, 30, 31, 44, 45 wurde nicht konstruktiv, sondern nach Totalpräparaten (Methode siehe B II) direkt gezeichnet. Die Figuren entstanden, indem ich bei gleicher Lage des Objektes unter dem Mikroskop die verschiedenen optischen Schnitte übereinander zeichnete, wobei sich die Anwendung verschiedener Farben als praktisch erwies. Die so erhaltenen Umrisse gestaltete ich z. B. in Abb. 26 durch geeignete Schattengebung zum räumlichen Bilde aus.

C. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Blatt von Pilularia.

I. Allgemeine Bemerkungen über das Blatt.

Bevor ich auf die Einzelheiten des Blattbaues eingehe, möchte ich einiges allgemein Orientierende über die Blätter, ihre Stellungsverhältnisse und ihre Wachstumsweise sagen. Das überwinterte Rhizom bringt im Frühjahr und Sommer in End- und Seitenknospen reichlich Blätter zur Entfaltung, in der von Campbell (1888), Bower (1884) und Johnson (1898) bereits beschriebenen zweizeiligen Anordnung. Jeder Knoten liefert ein Blatt, eine Wurzel und einen Seitenzweig. Die Entfernung der Blätter ist infolge der verschiedenen Internodienlänge des Rhizoms variabel, sie ist, ebenso wie die Stärke und Länge der Blätter, abhängig von den Wachstumsbedingungen. Auf dem im Frühjahr 1928 neu angelegten *Pilularia*-Beet setzte ein außerordentliches Längenwachstum der Internodien ein, die Pflanzen nahmen in kurzer Zeit den gesamten zur Verfügung stehenden Boden in Besitz. Auch trat eine starke Bildung von Seitenzweigen ein, die sich regelmäßig zweizeilig beblätterten, und zwar ist die Blattstellung abhängig von der Stellung des Seitenzweiges zur Hauptachse. Das erste Blatt steht, wie Schneider bereits beobachtete, „in der Achsel gegen den Sproßscheitel zu, so daß ein Seitensproß der linken Seite sein erstes Blatt rechts, einer der rechten Seite das seine links hat".

Außer dem Cotyledo, der sich auch anatomisch abweichend verhält (siehe unter Segmentierung), ist das junge *Pilularia*-Blatt typisch farnblattmäßig eingerollt und bildet eine „Spirale" von durchschnittlich 1—2 Windungen. Es steht zunächst nicht senkrecht zum Rhizom, sondern zum Vegetationspunkt hin geneigt, den es dadurch schützend überdeckt, wie es bei allen anderen Farnen der Fall ist. Häufig werden die Windungen aus der Ebene herausgedreht, so daß es sich dann um eine schneckenartige Einrollung (konische Schraube) handelt. Auf seiner ganzen Länge, bis in die jüngsten Segmente hinein, zeigt das Blatt mehr oder weniger starke Torsion, die sich auf der Blattoberfläche im Verlauf der Epidermiszellreihen kundgibt. Auf Querschnitten durch das ausgebildete Blatt zeigt es sich, daß sie sich auf das gesamte Assimilations-

gewebe bis zum Leitbündel erstreckt. Sie tritt auch beim Cotyledo auf, wo sie von METTENIUS (1846) erwähnt wird. Von HANSTEIN (1865) ist sie für den Cotyledo von *Marsilia* beobachtet.

Die Länge der ausgewachsenen Blätter ist sehr verschieden. Sie ist abhängig von der Bodenbeschaffenheit und vom Wasserstand. Das Rhizom findet knapp unter Wasser (1—2 cm tief) die günstigsten Bedingungen. In diesem Falle läßt sich für das Blatt eine Durchschnittslänge von 5—8 cm angeben. In tieferem Wasser wurden die Blätter entsprechend länger, so viel, daß ihre Länge oberhalb der Wasseroberfläche im Minimum 4 cm betrug.

II. Die Entwicklung des Blattes.

a) Die Scheitelzelle und die Segmentbildung.

Die erste Anlage eines Blattes, die mit Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle einsetzt, vollzieht sich im dorsalen Teil eines lateralen Stammsegmentes. Die Lage dieser Scheitelzelle ist von SCHNEIDER (1913) eingehend untersucht, und ich kann nach meinen Präparaten seine Beobachtungen nur bestätigen, entgegen den Angaben von BOWER (1884) und JOHNSON (1898). Die Schneide der Scheitelzelle ist „quer tangential gestellt und steht senkrecht zur Längsrichtung der Achse", wie dies ZAWIDZKI (1912) auch für den *Salvinia*-Blattscheitel angibt. Es werden daher abwechselnd nach dem Scheitel und der Basis des Stammes Segmente abgegeben, und zwar setzt die erste schräge Wand so an, daß das älteste Blattsegment basalwärts liegt (vgl. SCHNEIDER, Fig. 12, 13). Die Segmente sind in zwei gegenüberliegenden Reihen angeordnet, um $^1/_2$ Segmenthöhe gegeneinander verschoben. Abbild. 1 gibt ein schematisiertes Modell wieder, das zur Orientierung dienen möge. Die hintere Segmentreihe ist in der Abbildung größtenteils dem Beschauer abgewandt. Die Segmentgrenzflächen gegenüberliegender Segmente treffen sich im Innern des Blattes in den als „Innenkanten" bezeichneten Schnittkanten a—a_1, b—b_1 usw., sie schneiden die Blattoberfläche in den „Zickzacklinien" a—b—c und a_1—b_1—c_1. Die Verbindungsebenen der Teilstücke der beiden Zickzacklinien stehen, wie schon erwähnt, in der horizontal auf dem Boden liegenden Achse senkrecht zu diesem. Sie bilden die Grenze zwischen den beiden Segmentreihen. Nach der der Stammmediane zugekehrten Seite der Zickzacklinie findet die Einkrümmung der Blätter statt. Weiteres darüber siehe unter Aufteilung der Segmente (C II b).

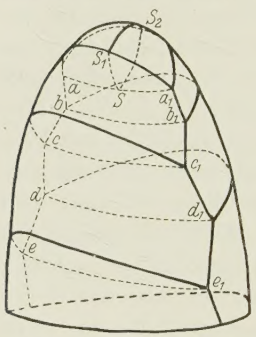


Abb. 1. Schematische Darstellung einer Blattspitze von *Pilularia*. In der Scheitelzelle ist die Lage des Frontalschnittes angedeutet.

Ich möchte an Hand der Abb. 1 einiges über die Schnittführung erwähnen. Besonderen Schwierigkeiten begegnete die Herstellung guter Längsschnitte durch die Blattscheitelregion. Es handelt sich um zwei zueinander senkrechte Schnittführungen. Orientiert man so, daß der Schnitt senkrecht zur Schneide (a—a_1 in Abb. 1) der Scheitelzelle, also auch senkrecht zur Innenkante (b—b_1) der Segmente verläuft, so trifft er gleichzeitig beide Segmentreihen, d. h. es tritt auch im Schnitt die Zickzacklinie auf, die die Scheitelzelle in der typischen „zweischneidigen" Ansicht zeigt. Das Blatt wird durch diesen Schnitt in dorsale und ventrale Teile zerlegt; deshalb sei diese Schnittführung mit „frontal" bezeichnet. Um diese Ansicht der Blattspitze zu erhalten, muß der Schnitt so orientiert sein, daß auf der Höhe des Scheitels liegende ältere Teile des eingerollten Blattes in Querschnitte zerlegt werden, während die Blattspitze selber längs getroffen wird. Nach einer solchen Querschnittserie wurde z. B. das Blockdiagramm Abb. 19 hergestellt. — Die Schnittführung parallel zur Schneide und zur Blattmedianen trifft meist nur *eine* Reihe von Segmenten gleichzeitig und die Scheitelzelle von der Fläche. Diese erscheint dann in der „einschneidigen" Ansicht. Der Schnitt möge „sagittal" genannt werden, da er das Blatt in eine rechte und linke Hälfte zerlegt (Abb. 3 a, b). Man erhält ihn, indem man das eingerollte Blatt in seiner Längsrichtung schneidet, das Messer also parallel zur Ebene der jüngsten Windung führt. Da nun, wie schon erwähnt, die Blätter gern tordiert sind, und die Windungen nicht streng in einer Ebene liegen, ist nur eine annähernde Orientierung möglich. Ein wirklich idealer Medianschnitt ist daher kaum herzustellen.

Die räumliche Form der Scheitelzelle weicht von der Keilform insofern ab, als die beiden Segmentgrenzflächen gewölbt, und zwar zum Blattinnern hin konkav sind, also keine Ebenen darstellen. In Abb. 1 wurde die Scheitelzelle durch den Frontalschnitt S—S_1—S_2 in zwei Hälften zerlegt. Die Schnittfläche S—S_1—S_2 bietet die „zweischneidige" Ansicht der Scheitelzelle, und ihre beiden Schenkel S—S_1 und S—S_2 zeigen den konkaven Verlauf der Segmentgrenzflächen. Durch diese Form der Scheitelzelle erklärt sich der bogige Verlauf der Segmentwände in „einschneidiger" Ansicht, wie er aus Abb. 3 a ersichtlich ist und im Modell Abb. 1 (c—c_1, d—d_1) wiedergegeben wurde. Die Neigung der beiden Flächen der Scheitelzelle und somit auch der jeweils jüngsten Segmente gegen die Mediane ist bei verschiedenen Blättern die gleiche; der Winkel beträgt ungefähr 30 Grad und nimmt mit wachsender Entfernung vom Scheitel zu, wie es sich in den Abb. 12 (a, b), 19 verfolgen läßt.

Bevor ich auf die Aufteilung der Segmente eingehe, möchte ich einiges über die Segmentierung des Cotyledo einschieben, die von der der späteren Blätter abweicht, aber ebenso gesetzmäßig ist wie diese. Bezüglich der Lage und Aufeinanderfolge der Wände während der frühesten Em-

bryonalentwicklung bis zur Bildung der Oktanten verweise ich auf die ausführlichen Arbeiten von Hanstein (1865), Leitgeb (1878, 1880) und Campbell (1888). Ich beschränke mich im folgenden auf die Vorgänge in den beiden Oktanten, die den Cotyledo aufbauen. Hanstein (1865) stellte an aufgehellten Totalpräparaten fest, daß der Cotyledo bei *Marsilia* und *Pilularia* aus zwei Oktanten seinen Ursprung nimmt. Beide wachsen mit einer Spitzenzelle, die aus unten folgenden Gründen nicht als eigentliche Scheitelzelle anzusehen ist. Diese Teilungsart ist wahr-

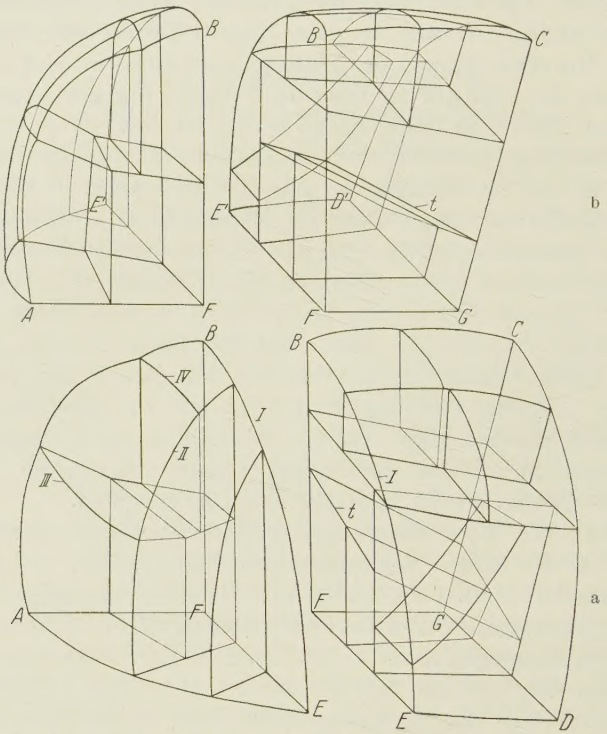


Abb. 2a u. b. Räumliche Darstellung der beiden Oktanten, die den Cotyledo von *Pilularia* aufbauen.

scheinlich nicht auf die *Marsiliaceen* beschränkt. Nach Kny (1875) entsteht z. B. auch bei *Ceratopteris thalictroides* der Cotyledo aus zwei sich symmetrisch aufteilenden Zellkomplexen, deren „Teilungen im wesentlichen in durchaus übereinstimmender Weise stattfinden". Seine Figuren 5 bis 7, Tafel IV, zeigen große Ähnlichkeit mit den Figuren, die Hanstein für *Marsilia* und *Pilularia* von Totalpräparaten erhielt. Seine Untersuchungsergebnisse konnte ich für *Pilularia* durch meine Schnitte bestätigen, und ich verweise daher bezüglich der Einzelheiten auf die Arbeit Hansteins. Ich beschränke mich darauf, einen Einblick in den räumlichen Aufbau des Cotyledo zu geben, mit Hilfe der schematisierten

plastischen Abb. 2 a und b. Die Abb. 2 a stellt den einen der beiden Oktanten dar, dessen erstes Segment der besseren Übersicht wegen nach rechts abgerückt wurde, während Abb. 2 b dahinterliegend zu denken ist und den anderen Oktanten mit spiegelbildlich gleicher Segmentierung wiedergibt. Um die vier Einzelbilder zum Gesamtbilde zusammenzusetzen, denke man sich die Ecken mit gleichen Buchstaben aneinandergefügt. Dann stellt die Ebene *DD'C* die Halbierungswand des Embryos dar. Die Ebene *DAD'* wäre die Quadrantenwand und *AGC* die Oktantenwand. Bezüglich der Aufeinanderfolge der Wände dürften sich Einzelheiten erübrigen. Aus der Abbildung geht hervor, daß die im Medianschnitt *ACG* hervortretende, scheinbar zweischneidige Scheitelzelle nicht als solche anzusprechen ist, da in ihr nach drei verschiedenen Richtungen des Raumes Wände aufgetreten sind. Die Ziffern *I—IV* geben die Aufeinanderfolge der Segmentwände an. Weiter als hier angegeben, geht die Tätigkeit der Spitzenzellen meist nicht, sondern es erfolgt dann sehr bald ihre Aufteilung, bei der nach Campbell (1888) häufig eine ungleichmäßige Entwicklung der beiden Oktanten eintreten soll. Ich fand jedoch in den Querschnitten junger Cotyledonen oft eine gewisse bilaterale Symmetrie, die für eine gleichmäßige Entwicklung und Aufteilung beider Oktanten sprechen würde.

Für die weitere Zerlegung des ersten Segmentes ist charakteristisch die Lage der auf die Mediane aufstoßenden schiefen Wand (*t*), die eine zur Spitze des Cotyledo hin verschmälerte Zelle abtrennt, die den Ursprung für die ersten Tracheïden liefert.

b) Die Aufteilung der Segmente.

Ich kehre nun zu der Besprechung der Entwicklung der Laubblätter von *Pilularia* zurück und behandle die Aufteilung der einzelnen Segmente. Sie erfolgt sehr regelmäßig, ebenfalls mit zweischneidiger Scheitelzelle, der Segmentscheitelzelle. Ihre Schneide liegt dem Blattrand parallel, sodaß die Zickzackanordnung der Segmente auf Blattquerschnitten in Erscheinung tritt. Über die Aufeinanderfolge der Wände geben die Querschnittserien von Johnson (1898) hinreichend Auskunft, bezüglich aller Einzelheiten verweise ich daher auf diese Arbeit. Sie sagt jedoch nichts über die räumlichen Verhältnisse, da sich Johnson auf das Studium von Querschnitten beschränkt, „leaving out of account the transverse anticlines which do not appear in a cross section of the leaf". — Über das Auftreten solcher transversalen Antiklinen orientiert der mediane Sagittalschnitt Abb. 4. Er gibt zugleich die Begrenzungen der Gewebe an. Die verschiedenen Querschnittabbildungen in der Arbeit von Johnson stellen die Aufteilungsstadien in den einzelnen Segmenten von Abb. 4 dar und lassen sich daher zu diesen in Beziehung setzen. Ich behalte Johnsons Bezeichnungen bei und benutze die Analysen seiner

Fig. 5—7, ersetze aber seine Abbildungen, weil sie in ihrem Maßstab nicht zu den meinigen passen, durch Zeichnungen nach eigenen Präparaten (Abb. 5—7). Das in Abb. 8 wiedergegebene Stadium würde zwischen Johnsons Fig. 7 und 8 einzuordnen sein. Die Gewebebegrenzungen der Abb. 4—8 wurden mit entsprechender Signatur eingetragen. Die primären Segmente seien nach Johnson mit arabischen Ziffern, die sekundären mit „section" I, II, III, IV, die Segmentwände mit I—III bezeichnet. Der

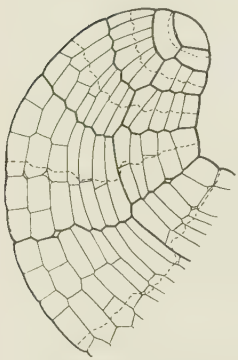


Abb. 3a.

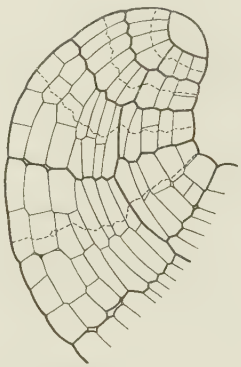


Abb. 3b.

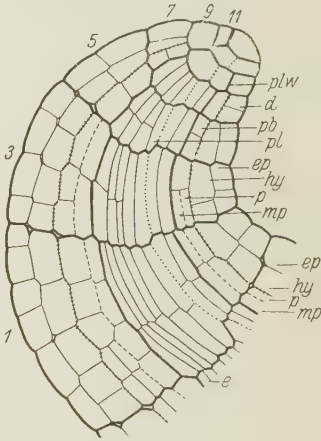


Abb. 4.

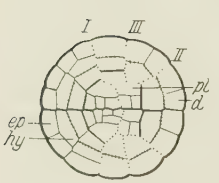


Abb. 5.

Abb. 6.

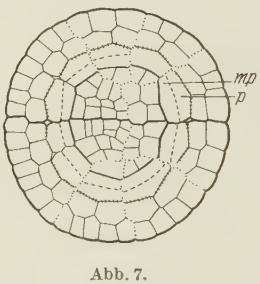


Abb. 7.

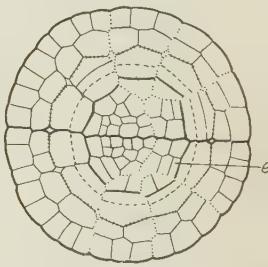


Abb. 8.

Abb. 3. Sagittalschnitt durch die Spitze eines jungen Blattes: a obere, b untere Segmentreihe. Optischer Schnitt. Vergr. 326 : 1 (s. S. 65). — Abb. 4. Sagittalschnitt durch eine Blattspitze. Abgrenzung der einzelnen Gewebe. Optischer Schnitt. Vergr. 326 : 1. — Abb. 5—8. Blattquerschnitte. Abgrenzung der Gewebe. Die Signaturen sind die gleichen wie in Abb. 4. 10 μ. Vergr. 326 : 1.

mediane Sagittalschnitt Abb. 4 geht nur durch die „sections" I und II, die getrennt sind durch die einzige im Schnitt sichtbare sekundäre Segmentwand I (. . .). Die erste in den „sections" I und II auftretende Aufteilungswand ist die Perikline (*plw* ——, stärker ausgezogen), die den zentralen Leitbündelkomplex — das „procambium" (*pl*) — vom Assimilationsgewebe trennt. Die Aufteilung des Procambium in zahlreiche kleinere, längsgestreckte Elemente läßt sich in Abb. 5—8 verfolgen. Bei einer Zellenzahl von 8—10 im Durchmesser liefert der äußere Zellenkreis des Procambium die Zellen, aus denen sich die Endoder-

mis (*e*) differenziert (vgl. Segment I in Abb. 4 und 8). Die nächste im Segment 7 (Abb. 4) bzw. in Abb. 5 auftretende Aufteilungswand ist die perikline „protoderm wall" (++++), die parallel zur Procambiumwand (*plw*) weiter außen verläuft. Sie trennt nach außen die Mutterzelle für Epidermis und subepidermale Schicht, das „protoderm" (*d*) ab, nach innen das „ground meristem" (*pb*), die Ursprungszelle für die Assimilationsspanten und die der Endodermis anliegende Schicht, die aus später zu erwähnenden Gründen (siehe Differenzierung) „Parenchymscheide" benannt sei. In dem „ground meristem" und bald darauf im Protoderm treten die ersten transversalen Antiklinen von „section" I auf, die also in einem Stadium zu suchen sind, das dem Querschnitt Abb. 5 entspricht, wie aus einem Vergleich dieser Abbildung mit Abb. 4 (Segment 7) hervorgeht. Das stärkere Längenwachstum der Dorsalseite hat das frühere Auftreten dieser Antiklinen in der dorsalen „section" I zur Folge und führt zur Einkrümmung des Blattes. In Segment 1 (Abb. 4) läßt sich feststellen, daß die dorsal gelegenen epidermalen Schichten 1—2 Teilungsschritte voraufgeeilt sind und die 4—6fache Länge der ventralen erreicht haben. Mit dieser Krümmung des Blattes muß naturgemäß die Scheitelzelle zur Ventralseite hin verschoben werden, wie aus Abb. 11b ersichtlich ist. Die erwähnte Trennung des Protoderm in Epidermis (*ep*) und subepidermale Schicht (*hy*, „hypodermis" von Johnson) setzt in Segment 5 (Abb. 4) ein und hat damit ihr Ende erreicht. Diese beiden Schichten bleiben periklin ungeteilt, erfahren aber antikline Längs- und Querteilungen. In den Zellen des „ground meristem" tritt nach erfolgter Querteilung eine perikline Längswand (- - -) auf (Segment 3 in Abb. 4 und Abb. 7), die nach innen die Parenchymscheide (*mp*, „mesophyll") abtrennt, während die nach außen liegende Zelle (*p*, „partition cell") die Mutterzelle für die Assimilationsspanten darstellt, die weiterhin mit Spantenmutterzelle bezeichnet werden möge. Die Durchschnittszahl der Spantenmutterzellen einer Segmentlänge beträgt 4—6 und ist in den Segmenten 1 und 3 (Abb. 4) bereits nahezu erreicht, es treten an den Segmentgrenzen die ersten Interzellularen auf, die vor allem aus den zugehörigen Querschnitten 7 und 8 ersichtlich sind.

Die Aufteilung der „sections" III und IV, die aus Frontalschnitten zu ersehen ist, gibt die plastische Abb. 9. Sie stellt die Spitze eines sehr jungen Blattes dar, das erst in schwachem Bogen zur Einkrümmung schreitet. Die Segmente werden in solchen jungen Anlagen weniger rasch aufgeteilt als in Blättern, deren Scheitelzelle wie in Abb. 4 in voller Segmentierung begriffen ist. Es lassen sich die Aufteilungen daher an Hand der Abbildungen mehrerer Segmente stufenweise verfolgen. Der Abbildung liegt ein medianer Frontalschnitt zugrunde, dem die Maße und Neigungswinkel der Segmente entnommen sind, während die Aufteilungen aus Serien von Querschnitten rekonstruiert wurden und daher sche-

matisiert sind. Der Einfachheit halber wurden die bogig verlaufenden Segmentgrenzflächen als Ebenen dargestellt. Um sie frei sichtbar werden zu lassen, rückte ich die einzelnen Segmente voneinander ab.

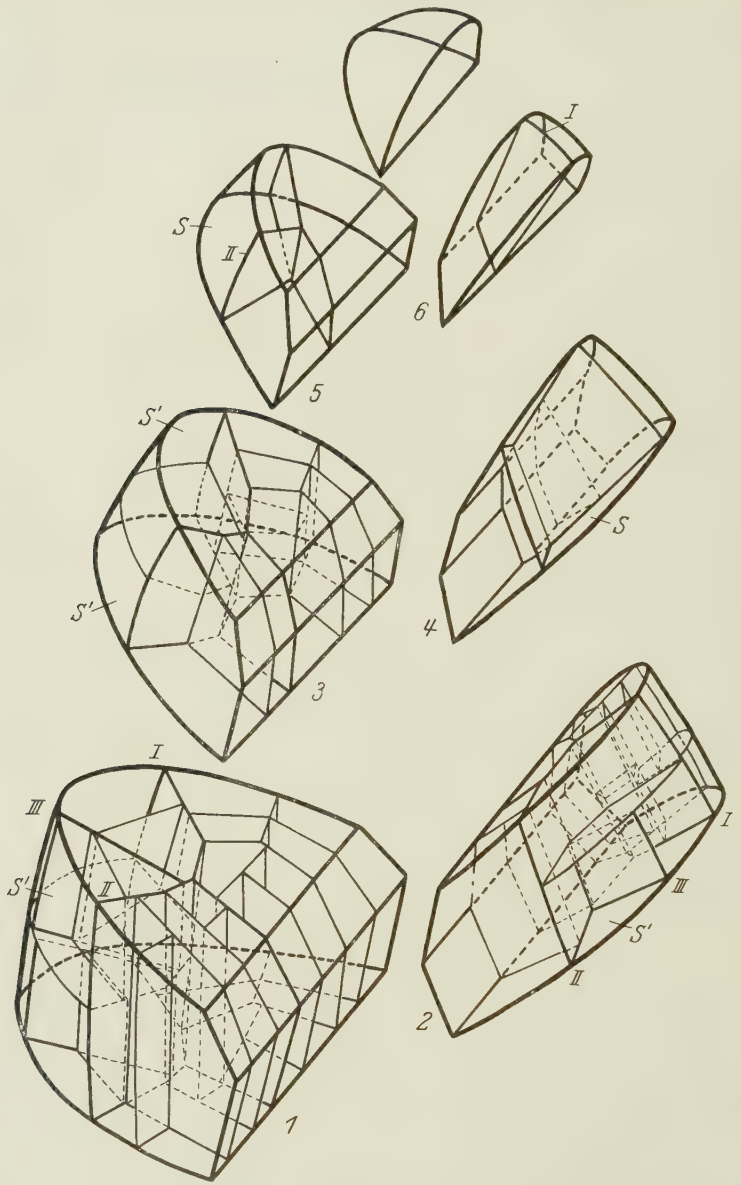


Abb. 9. Räumliche Darstellung des Scheitels und der jüngsten Segmente eines sehr jungen Blattes von *Pilularia*.

Die Aufteilung eines Segmentes durch die erste sekundäre Segmentwand I und deren Verlauf zeigt Segment 6 (Abb. 9). Die Aufteilung der dorsalen „section" I durch die Perikline geht aus Segment 4 hervor. In Segment 5 läßt sich das Auftreten von Wand II verfolgen, die zur Bildung der sekundären Scheitelzelle *S* führt. Auf die an Abb. 4 bereits erörterten Aufteilungen der „sections" I und II möchte ich hier nicht mehr eingehen, da ich hoffe, sie sind aus der Abbildung ersichtlich. In „section" I (Segment 1) sind die in sämtlichen peripheren Schichten vorhandenen transversalen Antiklinen nicht eingezeichnet, um das Bild nicht unnötig zu verwirren. Ihr Fehlen in „section" II dagegen ist charakteristisch und wird bedingt durch die Einrollung des Blattes. Die sekundäre Scheitelzelle *S* in Segment 4 und 5 teilt sich zunächst durch eine transversale Antikline in zwei übereinanderliegende Scheitelzellen *S'* (Segment 3), deren jede dann eine weitere letzte Segmentwand III bildet (Segment 1 und 2), mit der die Tätigkeit der sekundären Scheitelzelle erlischt. Es folgt dann sehr bald die Aufteilung durch die in Segment 1 (Abb. 9) bereits vorhandene perikline Protodermwand (⊣⊢ in Abb. 5) und die ihr parallele Procambiumwand (—— in Abb. 5). Damit sind die drei Gewebekomplexe: Procambium, „ground meristem" und Protoderm gebildet. Die weitere Aufteilung derselben erfolgt in der für „section" I und II bereits beschriebenen Weise. Wie stark die sekundären Scheitelzellen durch die größere Ausbildung von „section" I ventralwärts verlagert sind, geht aus Segment 1 (Abb. 9) hervor. Die Scheitelkante — als solche muß die Gesamtheit der Scheitelzellen aufgefaßt werden — liegt also über die Flanke des Blattes ventralwärts verschoben, wie es für das Wachstum der Farnblätter charakteristisch ist. Diese Scheitelkante wurde schon von Johnson bei *Pilularia* und *Marsilia* beobachtet und ihre Tätigkeit in Beziehung gebracht zu der Fiederbildung bei *Marsilia*.

Hat man die Entwicklung der Blätter von *Pilularia* so weit aufgeklärt, so ist auch das Wachstum der Blätter spreitenbildender Farne leicht zu verstehen, auf das ich hier an Hand des plastischen Schemas Abb. 10 kurz hinweisen möchte. Es werden in jeder der beiden Scheitelzellen *S'* eines Segmentes wieder ein dorsales und ventrales sekundäres Segment gebildet und die restliche Scheitelzelle durch eine transversale Antikline *A'* aufgeteilt, wie es Abb. 10 veranschaulicht. Dann entfallen bereits vier Scheitelzellen auf eine Segmentlänge der Scheitelkante, die als Scheitelzellen dritten Grades bezeichnet werden können. Eine mehrfache Wiederholung dieses Vorganges führt zur Bildung der Blattspreite, die mit zunehmender Zahl der relativ größeren dorsalen Segmente sich stärker nach der Bauchseite einkrümmt, wie es in Abb. 10 angedeutet wurde. Durch diese Aufteilung kommt der in Flächenansicht aller Farnblätter konstant auftretende Wechsel von Periklinen und Antiklinen zustande, und zwar entsprechen den Periklinen der Bauchseite die Segmentwände

II, II′, denen der Dorsalseite die Wände I, I′ usw. Die zugehörige Antikline beider Blattflächen dagegen wird durch die gleiche Wand *A* bzw. *A′* gebildet, die durch die ganze Dicke des Blattes hindurchläuft. Die Abb. 10 zeigt als Kombination des Flächenbildes mit dem entsprechenden Querschnitt, daß die Segmentwände der im Schnitt auftretenden zweischneidigen Scheitelzelle paarweise Scheitelzellen verschiedener Ordnungen angehören. Es bilden sich z. B. in *S′* die Wände I′, II′ und *A′*. Durch die letztere wird *S′* in zwei Scheitelzellen *S″* der nächsten Generation aufgeteilt usf. Ein Spreitenwachstum nach dem geschilderten Typ liegt nach den Untersuchungen von Sadebeck (1873) z. B. vor bei *Asplenium Serpentini* und *Aspidium filix mas*. Ich kann es bestätigen für die von mir untersuchten Arten *Asplenium ruta muraria* und *Blechnum spicant*, wo es im Prinzip ebenso verläuft. Eine Abänderung tritt bei *Ceratopteris thalictroides* ein, wo nach Kny (1875) einschneidige sekundäre Scheitelzellen tätig sind. Das Bild ändert sich dadurch insofern, als die beiden Segmentwände I, II in der Abb. 10 ersetzt werden durch eine einzige ventral-dorsal durchlaufende Segmentwand. In diesem Falle gehören die Periklinen von Bauch- und Rückenseite der gleichen Segmentwand an, auf deren Mitte sich dann sofort eine transversale Antikline aufsetzt.

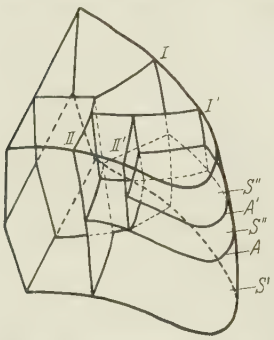


Abb. 10. Schematische Darstellung eines Blattsegmentes von einem spreitenbildenden Farn, die Bildung der zweischneidigen sekundären Scheitelzelle zeigend.

c) Der Übergang der Scheitelzelle in Dauergewebe.

Die Frage nach dem Schicksal der Scheitelzelle taucht in den meisten Arbeiten, die sich intensiver mit *Pilularia* befassen, auf, ohne jedoch eingehend beantwortet zu werden. So schreibt Johnson (1898): „Up to quite a late period the apical cell can be distinguished, but whether its fate is finally like that to be described for the apical cell of the sporocarp was not determined." Schneider erwähnt von *Pilularia* nur: „Bei *Pilularia* war in Blättern, die schon zwei Spiralwindungen ausgeführt hatten, noch keine Aufteilung der Scheitelzelle zu beobachten." Sie verläuft jedoch durchaus regelmäßig, setzt aber wegen der ungünstigen Lage der Scheitelzelle der Beobachtung manche Schwierigkeit entgegen. Erstens ist keine genaue Orientierung der Schnitte möglich, sowohl wegen der erwähnten Torsion des Blattes, als auch wegen der Verschiebung der Scheitelzelle auf die Ventralseite. Der größte Prozentsatz der Schnitte zeigt daher regellose Zellkomplexe. Zweitens ist es schwierig, anscheinend gut geführte Schnitte einwandfrei zu deuten. Wie aus Abb. 11b hervorgeht, sind in älteren Blättern die vorher schwach bogig verlaufen-

den Segmentwände eines Sagittalschnittes infolge stärkeren Längenwachstums der peripheren Schichten stark verändert. Außerdem wird in der Regel eine scharfe Knickung der Segmentwände durch die erste sekundäre Segmentwand I hervorgerufen, sodaß im Sagittalschnitt ein Bild zustande kommt, das der für Frontalschnitte typischen Zickzacklinie ähnelt, wie es aus den Abb. 3 und 11b ersichtlich ist. Außerdem verläuft die erste Aufteilungswand der Scheitelzelle (5 in Abb. 11b) so schräg, daß sie eine nach innen zugespitzte Zelle abschneidet, die eine zweischneidige Scheitelzelle vortäuscht. Wie irreführend diese Lage ist, geht aus der Zeichnung Fig. 7 von Meunier (1887) hervor, der ein Blatt mit zweischneidiger Scheitelzelle abbildet, obwohl es in Aufsicht auf die flach liegende Spirale gezeichnet ist und daher die Scheitelzelle in Flankenansicht zeigen sollte. Erst auf dem Umweg über Totalpräparate

Abb. 11a. Totalansicht der Spitze eines sich eben entrollenden Blattes mit Blick auf die ventrale Zickzacklinie. Vergr. 326 : 1.

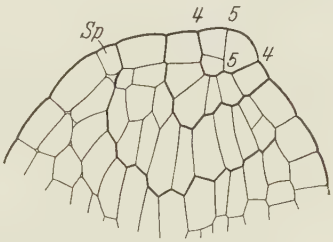


Abb. 11b. Optischer Schnitt des Präparates 11a in gleicher Lage. Vergr. 326 : 1.

und durch Vergleich der fast gleich großen Scheitelzellen mehrerer Blätter konnte ich die Frage entscheiden und auf diese Weise den in meinen Mikrotomschnitten immer wieder auftretenden Zellkomplex des Scheitels deuten.

Für die Abb. 3a stellte es sich heraus, daß trotz ihrer starken Ähnlichkeit mit der Abbildung eines Frontalschnittes in diesem Falle „einschneidig" durchlaufende Segmentlinien vorliegen. Es handelt sich nämlich um ein Totalpräparat, das beide Segmentreihen in verschiedenen optischen Schnitten genau zu beobachten erlaubte. Ich gab daher die zu 3a gehörige, etwa 10 μ höher liegende Einstellung in Abb. 3b wieder und deutete durch die unterbrochene Linie (- - -) jedesmal die Lage der Segmentwände des zugehörigen Schnittes an. Auch von dem Abb. 11b zugrunde liegenden Präparat kann ich mit Bestimmtheit sagen, daß die Scheitelzelle von der „einschneidig" verlaufenden Segmentwand 4 begrenzt wird, die Wand 5 also bereits die erste Aufteilungswand ist. Die Größe der Scheitelzelle stimmt im wesentlichen mit der anderer Scheitelzellen überein (vgl. die Abb. 13, 14, 15, 18), und außerdem entstammt der

Schnitt ebenfalls einem Totalpräparat, das in den verschiedenen optischen Ebenen beide Segmentreihen zeigte und die hier wiedergegebene obere Reihe bis zur Oberfläche durchlaufend verfolgen ließ. Das zugehörige Oberflächenbild stellt Abb. 11a dar. Von der Torsion der älteren Segmente, die sich im Verlauf der Zickzacklinie äußert, werden die jüngeren und die Scheitelzelle nicht berührt, wie auch das Schnittbild (11b) beweist, auf dem die jüngsten Segmentwände noch eindeutig „einschneidig" verlaufen, auf der linken Seite durch Anlage einer Spaltöffnung (*sp*) markiert (vgl. S. 71).

Als Resultat meiner Untersuchungen ergibt sich die Feststellung, daß die Aufteilung im Prinzip immer in derselben Weise verläuft, ohne in jedem Falle gleich weit durchgeführt zu sein. Ich möchte sie an dem schematischen Modell Abb. 16 erläutern und durch die Mikrotomschnitte Abb. 12—15 be-

Abb. 12a.

Abb. 12b.

Abb. 13a.

Abb. 13b.

Abb. 13c.

Abb. 14.

Abb. 15.

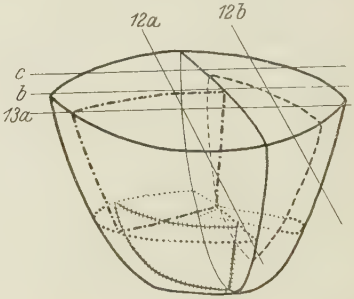


Abb. 16.

Abb. 12. Frontalschnitt einer aufgeteilten Scheitelzelle. a hohe, b tiefe Einstellung. 10 μ. Vergr. 326 : 1. Abb. 13 a—c. Drei aufeinanderfolgende Sagittalschnitte einer aufgeteilten Scheitelzelle. 5 μ. Vergr. 507 : 1. — Abb. 14. Scheitelzelle im Sagittalschnitt, weiter aufgeteilt. 10 μ. Vergr. 507 : 1. — Abb. 15. Scheitelzelle im Sagittalschnitt, Aufteilung beendet. 10 μ. Vergr. 507 : 1. — Abb. 16. Räumliches Schema von der Aufteilung der Scheitelzelle. Angabe der Schnittführung der Abb. 12 und 13.

legen. Die Abb. 12 a und b stellen eine aufgeteilte Scheitelzelle im Frontalschnitt, die Abb. 13—15 drei Scheitelzellen verschiedener Aufteilungsstadien im Sagittalschnitt dar. Die Zeichnungen wurden einheitlich orientiert, so daß immer die dorsale Seite des Blattes im Bilde links liegt. Die Abb. 13 a—c geben drei in Abständen von 5 μ aufeinanderfolgende Schnitte wieder. Die Signatur der Wände in den Abb. 12—15 entspricht der der Abb. 16, in der außerdem zur besseren Orientierung die Schnittrichtung der Abb. 13 a—c und 12 a, b angedeutet ist.

Die Aufteilung der Scheitelzelle beginnt, bevor die Entrollung des Blattes einsetzt. In dem in Abb. 11 wiedergegebenen Präparat handelt es sich um ein Blatt mit $2\,^1/_2$ Spiralwindungen, das sich bereits von der Achse aufgerichtet und in seinem basalen Teil mit der Streckung begonnen hatte. Die erste Aufteilungswand (—— in Abb. 16) verläuft antiklin, ein wenig geneigt, und verbindet die beiden Innenflächen der

Scheitelzelle. Sie teilt die Scheitelzelle in einen größeren zum Blattrücken und einen kleineren zur Bauchseite gelegenen Teil, der die erwähnte zweischneidige Scheitelzelle vortäuscht (vgl. Wand 5 in Abb. 11b und die ausgezogene Wand [——] in den Abb. 13—15). Die rückenständige der Tochterzellen zerfällt durch eine Perikline (. . . in Abb. 16) in eine innen liegende kleinere und eine außen liegende große Zelle. Erstere teilt sich später durch eine schräg verlaufende Wand (⟋⟍) in zwei Zellen, während letztere durch eine Antikline (- - - - -) sich weiter teilt, die fast senkrecht steht zur ersten Aufteilungswand (vgl. die Abb. 12 [a, b] bis 15). In der ventral gelegenen Tochterzelle tritt eine Antikline (- - - in Abb. 16) auf, die geneigt von der einen Innenfläche der Scheitelzelle zur ersten Aufteilungswand verläuft (vgl. Abb. 12 b). Ihre Neigung drückt sich durch

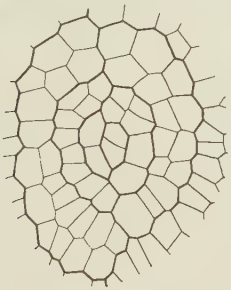


Abb. 17. Aufsicht auf die Kuppe eines unentrollten Blattes. Totalpräparat. Vergr. 308 : 1.

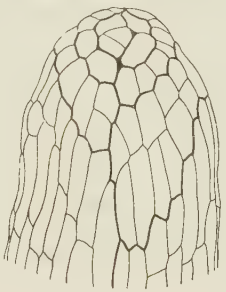


Abb. 18. Blick auf die Kuppe eines eben entrollten Blattes. Vergr. 326 : 1.

die starke Verschiebung in den Schnitten Abb. 13 a und b aus. Diese schräge Antikline bildet wieder zwei ungleich große Zellen, deren größere noch eine nach innen liegende kleine Zelle durch eine schräg laufende Wand (. . . in Abb. 16) abtrennt (vgl. die Abb. 12 b, 14 und 15). So entsteht schließlich ein Komplex von vier peripheren Zellen, die sich zu Epidermiszellen herausdifferenzieren, und drei inneren Zellen, die ihren parenchymatischen Charakter noch nach Ausbildung der Tracheïden beibehalten (vgl. Abb. 42). Dieser Aufteilungsmodus variiert insofern, als die Neigung der schräg verlaufenden Wände verschieden sein kann. Auch war in vereinzelten Fällen nicht sicher zu entscheiden, ob die Periklinen (. . .) nicht vor der ersten Antiklinen (——) aufgetreten waren. In den weitaus meisten Schnitten jedoch war die Antikline einwandfrei als erste zu bestimmen.

Eine Ergänzung der Schnittbilder geben die Aufsichtsbilder auf die Blattkuppe, die die aufgeteilte Scheitelzelle nebst ihren jüngsten Segmenten zeigen. Abb. 17 stellt die Scheitelzelle eines unentrollten Blattes dar. Es ist nur die erste Aufteilungswand zu sehen. Einem günstigen Zufall verdanke ich die Abb. 18, die nach der Spitze eines schwach etiolierten, völlig entrollten Blattes entworfen ist. In diesem Falle liegt

die Scheitelzelle soweit ventralwärts verschoben, daß das flach auf der Rückenseite liegende Blatt die Aufsicht auf den Scheitelzellkomplex mit seinen umliegenden Segmenten bietet. In der Scheitelzelle ist außer der ersten (—— Abb. 16) auch die schräge Antikline (- - -) aufgetreten, sie ist also in drei periphere Zellen zerlegt.

Ein Vergleich der aufgeteilten Scheitelzellen von Blatt und Sporocarp (letztere nach Johnson, *Pilularia*, 1898, Fig. 15) zeigt, daß auch beim Sporocarp die Aufteilung mit der senkrecht zur Schneide verlaufenden Antiklinen einsetzt. Auch die für das Blatt typische schräge Antikline (- - - Abb. 16) scheint nach Johnson dem Sporocarp eigen zu sein. Bei diesem geht jedoch die Aufteilung weiter als beim Blatt. Es werden schließlich sechs periphere Zellen gebildet. Diese stärkere Aufteilung der Scheitelzelle läßt sich leicht zu der Aufteilung der zuletzt gebildeten Segmente in Beziehung setzen, denn auch sie zeigen eine größere Zellenzahl als die entsprechenden Segmente des Blattes. Die beiden letzten Blattsegmente bilden durchschnittlich zwei bzw. sechs Zellen der Oberfläche aus, während Johnson für das Sporocarp zehn und sechzehn wiedergibt. Der Scheitelzellkomplex des Sporocarps wird daher bald unkenntlich infolge der „small cells which soon become indistinguishable from those derived from its later segments". Die Scheitelregion des Blattes dagegen bleibt auch späterhin deutlich sichtbar, bis zur Auflösung der Blattspitze.

d) Die Differenzierung.

Die Differenzierung der Blätter setzt in den basalen Teilen sehr früh ein, während die Spitze noch weiterhin in Segmentierung begriffen ist (vgl. auch Entwicklung der Luftkammern Abb. 26). Die Ausbildung schreitet dann in acropetaler Richtung fort, sodaß ein und dasselbe Blatt ziemlich alle Entwicklungsstadien aufweisen kann. Eine geeignete Querschnittserie durch die Spirale liefert daher sowohl die Scheitelzelle mit ihren jüngsten Segmenten als auch mehrere Querschnitte von verschiedenem Alter und daher verschiedenem Entwicklungsgrad (Schnittrichtung siehe unter C II a). Einen solchen Ausschnitt aus der Spirale gibt Abb. 19 wieder, die einen Einblick in den räumlichen Aufbau des Blattes und die fortschreitende Differenzierung seiner Gewebe geben möge. Die Querschnitte entstammen alle demselben Blatt und wurden mit entsprechenden Längsschnitten anderer Schnittserien zu den vorliegenden Blockdiagrammen kombiniert. Der älteste Block *D* mußte länger gewählt werden, damit die große Luftkammer ganz zur Darstellung gebracht werden konnte (über die Konstruktionsmethoden siehe unter B IV). Das Blatt bildet im Laufe seiner Entwicklung drei Gewebe aus: die epidermalen Schichten (Epidermis und subepidermale Schicht), die Luftkammern und das Leitbündel.

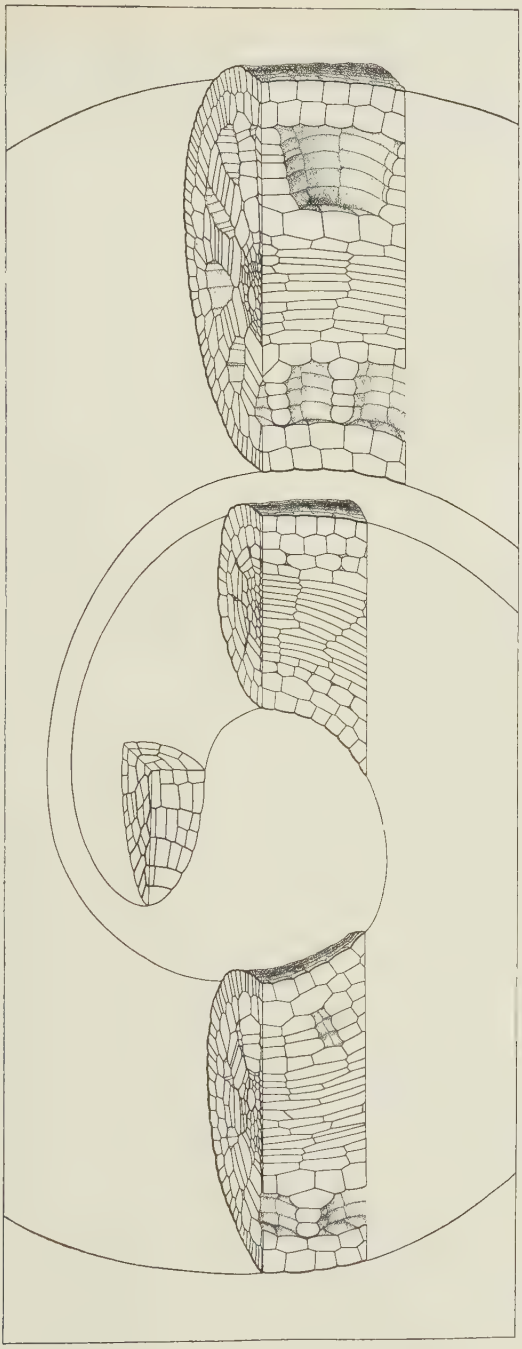


Abb. 19. Ausschnitt aus der Spirale eines jungen Blattes.

1. Die Epidermis und die subepidermale Schicht.

Die epidermalen Schichten des Blattes (Epidermis und subepidermale Schicht) werden relativ früh von dem übrigen Gewebe abgetrennt und fertig ausgebildet. Ihre Abgrenzung geschieht durch Auftreten der „protoderm wall" (Abb. 4—6), durch welche die Mutterzelle beider Schichten gebildet wird, die sich durch eine Perikline weiter in Epidermis und subepidermale Schicht aufteilt. In beiden Schichten treten dann nur noch antikline Längs- und Querwände auf, sie bleiben also nur eine Zellenlage dick.

Die *Epidermis* besteht im ausgebildeten Zustand aus stark längsgestreckten Zellen (Abb. 23) mit mehr oder weniger chlorophyllhaltigen Plastiden, die kleiner und blasser als die der übrigen Gewebe sind. Die Zellaußenmembranen sind kutikularisiert. Die radiale Tiefe der Epidermiszellen ist relativ groß, sodaß diese auf dem Querschnitt schmal und hoch erscheinen. Die Entwicklung in ihren ersten Stadien ist auf dem Oberflächenbild Abb. 11a zu verfolgen.

Außer Spaltöffnungen, von denen später die Rede sein wird, weist die Epidermis mehrzellige *Haare* auf. Diese sind an den Segmentgrenzen und Hauptaufteilungswänden angeordnet. Die Haare werden unterhalb der Segmentgrenze, also in der oberen Zellreihe eines Segmentes, gebildet. Sie sitzen zu beiden Seiten der ventralen Zickzacklinie, zu mehreren in einer Reihe, entlang der „einschneidig" verlaufenden Segmentwand. In den Abbildungen wurden sie fortgelassen, weil sie das Zellnetz undeutlich gemacht hätten. Später werden auch an den ersten transversal antiklin verlaufenden Aufteilungswänden Haare gebildet, ebenfalls nur auf dem ventralen Teil der Blattoberfläche. Diese Beschränkung auf die Innenseite der Blattspirale dürfte mit der Funktion der Haare als Schutzvorrichtung für die ventral eingekrümmten embryonalen Blattspitzen zusammenhängen. Dafür spricht, daß die Haare mit zunehmendem Alter des Blattes verfallen. An älteren Blättern findet man daher nur die gebräunten, im Wachstum stehengebliebenen Basalzellen (Meunier 1887). Einzelheiten über die Bildung der charakteristisch geformten Haare erübrigen sich in Anbetracht der Untersuchungen von Russow (1872) und vor allem von Meunier (1887), der eine geschlossene Entwicklungsreihe der Haare des Sporocarps von *Pilularia* gibt (Meunier 1887, Fig. 60 ff.). Die Haare des Blattes zeigen nicht denselben Grad von Differenzierung, den Meunier für das Sporocarp angibt, sondern erreichen nur einen Entwicklungsgrad, der der Fig. 60 von Meunier entspricht.

Die *Spaltöffnungen* sind beim erwachsenen Blatt in regelloser Anordnung über die ganze Fläche verteilt, jedoch immer so orientiert, daß ihr Spalt in der Blattlängsrichtung läuft. Ihre Zahl schwankt im allgemeinen ziemlich stark, was zum Teil auf die Lebensbedingungen des Blattes zurückzuführen sein dürfte. Die Spaltöffnungen sind nicht, wie zunächst

anzunehmen ist, nur über den Lufträumen angeordnet, sondern häufig gerade über der Ansatzstelle der Spanten, so daß die Atemhöhle von den bei der Diaphragmenbildung zu erwähnenden gespaltenen Spantenzellen gebildet wird. Die Atemhöhlen sind lang gestreckt, bis zur 2—3fachen Länge der Spaltöffnung, und stellen vergrößerte Interzellularen der sub-

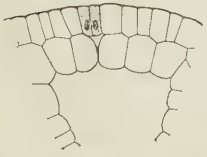


Abb. 20.

Abb. 21.

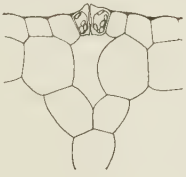


Abb. 22.

Abb. 20—22. Blattquerschnitte zur Spaltöffnungsentwicklung. 10 μ. Vergr. 304 : 1.

epidermalen Schicht dar (vgl. die Abb. 23, in der letztere mit feineren Linien eingezeichnet wurde). Die Schließzellen und ein Teil ihrer Nachbarzellen schließen die Atemhöhlen nach außen ab (Abb. 22). Die Schließzellen besitzen keine Nebenzellen, wie das Oberflächenbild Abb. 23 zeigt. Schwach nach außen vorgewölbt, treten sie im ausgebildeten Zustand ein wenig über die Oberfläche hervor (Abb. 22). Ihre Anlagen sind auf Flächenschnitten und Oberflächenbildern leicht kenntlich an der Anordnung der Wände. Ringwände, wie bei anderen Farnen (besonders *Polypodiaceen*), werden nicht gebildet. Eine einfache Querwand schneidet das obere Drittel einer längsgestreckten Epidermiszelle ab, und die Wände dieser kleinen Zelle werden frühzeitig in die Nachbarzellen hinein vorgewölbt (vgl. die Anlagen in Abb. 11a). Auf Blattquerschnitten sind solche Stadien schwer aufzufinden, da sie sich in der Form gar nicht und im Inhalt nur wenig von den umliegenden Epidermiszellen unterscheiden. Bevor der Spalt auftritt, der ein sicheres Merkmal ist, sind sie vor allem an der Atemhöhle kenntlich (Abb. 20, 21). Die Vorwölbung der Schließzellen tritt erst ein, nachdem die Membranverdickung beendet und der Spalt gebildet ist. Die ersten Anlagen der Spaltöffnungen erfolgen, wie ich es bereits für die Haare feststellen konnte, wiederum an den Segmentgrenzen, wie aus Abb. 11a ersichtlich ist. Doch verliert sich die regelmäßige Anordnung sehr bald, da frühzeitig beliebige andere Epidermiszellen ebenfalls Spaltöffnungsmutterzellen anlegen, die aber nicht gleich-

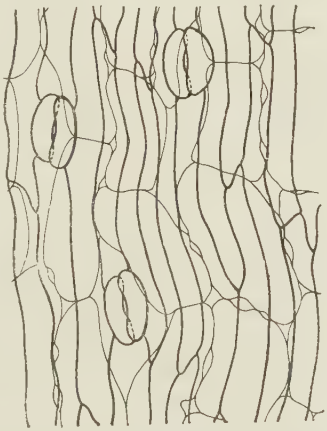


Abb. 23. Aufsicht auf die Epidermis eines ausgewachsenen Blattes, darunterliegend die subepidermale Schicht. Totalpräparat. Vergr. 304 : 1.

zeitig entwickelt werden. Die ersten fertig ausgebildeten Spaltöffnungen beobachtete ich in einer nahe der dorsalen Zickzacklinie verlaufenden Reihe, während in den ventral gelegenen Mutterzellen desselben Segmentes noch nicht die Trennungswände aufgetreten waren. Es finden sich auch späterhin Spaltöffnungen von verschiedener Größe und Entwicklungsstufe im selben Bezirk (vgl. Abb. 21), sodaß man sagen darf, daß bis zu einem gewissen Alter das Blatt die Fähigkeit hat, nachträglich neue Spaltöffnungen einzubauen.

Die *subepidermale Schicht*, die die Luftkammern außen begrenzt, setzt sich aus langgestreckten Zellen zusammen, die jedoch eine geringere Länge als die Epidermiszellen und die 2—3fache Breite derselben besitzen. Ihr Zellgefüge ist im ausgewachsenen Blatt durch zahlreiche kleine Interzellularen stark aufgelockert, die unter den Spaltöffnungen als Atemhöhlen eine beträchtliche Größe erreichen (Abb. 23). Die Zellen sind, wie das übrige Assimilationsgewebe, dicht gefüllt mit Chloroplasten und heben sich daher scharf gegen die Epidermis ab, die infolge ihrer geringen Zahl kleiner blasser Plastiden fast farblos erscheint. Die zunächst außerordentlich regelmäßige Aufteilung der subepidermalen Schicht, die sich aus Abb. 24 ergibt, ist nicht ohne Bedeutung für die Feststellung der Segmentgrenzen in nicht mehr ganz jungen Blättern. Die Abb. 24 stellt einen Ausschnitt aus dem subepidermalen Gewebe des in Abb. 26 wiedergegebenen Blattes dar, der dem Segment 3 (Abb. 26) entspricht. Es zeigt sich im Vergleich mit Abb. 26, daß die begrenzenden Segmentwände (Wand 3 bzw. 1) in der subepidermalen Schicht (Abb. 24) noch einwandfrei zu erkennen sind, während in den anschließenden Spantenzellen (Abb. 26) bereits starke Verschiebungen dieser Segmentwände eingetreten sind, sodaß eine sichere Analyse dieser Abbildung nur an Hand des darüberliegenden subepidermalen Gewebes möglich war.

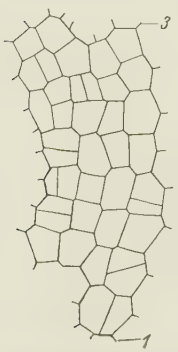


Abb. 24. Flächenschnitt durch die subepidermale Schicht einer jungen Blattregion. Optischer Schnitt. Vergr. 304 : 1.

2. Die Luftkammern.

Die *Lage* der Luftkammern, die übrigens für alle Vegetationsorgane, also auch für Wurzel und Rhizom, charakteristisch sind, ist bereits an jungen, noch in Entrollung begriffenen Blättern mit Lupe oder Binokular ohne weiteres festzustellen. Die Wände der Kammern schimmern durch die Oberfläche des Blattes hindurch wie ein Netz aus langgezogenen sechseckigen bis rechteckigen Maschen, die in Längsreihen angeordnet sind. Ein Blattquerschnitt zeigt, daß jede Kammer etwa einen Zylindersektor darstellt, der so liegt, daß seine größte Ausdehnung in die Längs-

richtung des Blattes fällt. Ein Bild von der räumlichen Anordnung der Luftkammern eines nahezu ausgebildeten Blattes gibt Abb. 27. Auf der Vorderseite sind im unteren Teil die epidermalen Schichten entfernt, sodaß der Blick in die tangential angeschnittenen Lufträume frei wird, während im oberen Teil das Blatt durch einen radialen Längsschnitt halbiert ist. — Die Kammerquerwände — allgemein als Diaphragmen bezeichnet — stellen annähernd Kreissektoren dar, die mehr oder weniger senkrecht zur Längsrichtung des Blattes stehen. Nach außen werden die Luftkammern nur von den beiden epidermalen Schichten begrenzt, sodaß die Atemhöhlen der Spaltöffnungen in die Lufträume münden. Dadurch ist eine direkte Verbindung derselben mit der Außenwelt geschaffen; die Regulierung des Gasaustausches der Luftkammern mit der Außenluft fällt den Spaltöffnungsschließzellen zu. Das ganze Assimilationsgewebe des Blattes ist auf diese Weise aufgelockert. In sämtlichen Blattregionen — sowohl in den unter wie über Wasser befindlichen Teilen — sind die Lufträume gleichmäßig gut entwickelt und stehen in einer später zu erörternden Weise miteinander in Verbindung, sodaß ein zusammenhängendes Durchlüftungssystem für das ganze Blatt und das anschließende Rhizom geschaffen ist.

Ich möchte zunächst auf den *Bau* der ausgebildeten Luftkammern eingehen, bevor ich ihre Entwicklung behandle. Eine Luftkammer wird — wie schon erwähnt — seitlich von zwei radialen, längsverlaufenden Zellplatten (den Spanten) und oben und unten von zwei quergestellten (den Diaphragmen) begrenzt. Beide sind einschichtige Platten parenchymatischer Zellen. Die der Spanten sind in ausgewachsenem Zustand in der Längsrichtung des Blattes gestreckt. Ihre Zellen besitzen reichlich Chloroplasten und Gerbsäure. Letztere ist auf die Zellen verteilt, also nicht in besonderen Behältern gespeichert. Die Zellplatten stellen kein festgeschlossenes Gewebe dar, sondern sind ihrerseits wieder stark mit Interzellularen durchsetzt, indem die tangentialen Längswände der Zellen an mehreren Stellen jeder Wand sich aufspalten. Die Abb. 33 läßt die Aufsicht auf die Fläche einer solchen Platte mit ihren Interzellularen (*i*) erkennen. Diese stellen sehr kleine luftgefüllte Kanäle dar, die in großer Zahl sämtliche Trennungswände siebartig durchsetzen und so eine direkte Verbindung je zweier benachbarter Luftkammern herstellen. Es sind die von Meunier (1887) erwähnten „méats", die auch Johnson (1898) auf Blattquerschnitten beobachtete. Die Zellen der Spanten sind als Schwammparenchymzellen anzusehen, deren zahlreiche Arme kurz und nur in einer Ebene entwickelt sind. Auch die Zellplatten der Diaphragmen sind durch solche Interzellularen aufgelockert (Abb. 33), wodurch eine Verbindung der Luftkammern in der Längsrichtung zustande kommt.

Die Begrenzung der Luftkammern nach dem Blattinnern zu bildet

die unter C II d 3 noch zu erwähnende Parenchymscheide, eine geschlossene Schicht von chlorophyllführenden, reichlich Stärke speichernden Zellen. Nach außen zu schließt die subepidermale Schicht, wie schon erwähnt, die Luftkammern ab.

Die gesamte Anordnung des Interzellularensystems und seine direkte Verbindung mit der Außenwelt deuten darauf hin, daß die Luftkammern dem Massentransport von Luft beim Gasaustausch der verschiedenen Blattregionen dienen. Außerdem wird durch die starke Porosität der Trennungswände und die Interzellularenbildung in dem angrenzenden subepidermalen Gewebe eine denkbar rationelle Ausnutzung dieser Schichten im Interesse der Assimilation erreicht. Es sind nämlich die Spantenzellen auf zwei Flächen vollständig und auf den anderen fast zur Hälfte von Luft begrenzt, sodaß die Spanten sozusagen von Luft durchspült werden. Eine nicht zu unterschätzende Bedeutung der Spanten liegt darin, bei einer etwaigen lokalen Wasserinvasion infolge von Verletzung die benachbarten Luftkammern zu schützen. Damit steht im Einklang die geringe Größe der „méats", die dem Wasser den Durchtritt verwehren, während sie die Luft in genügendem Maße ungehindert durchlassen. Trotzdem behält das Blatt eine ausreichende Festigkeit. Ich beobachtete Blätter, die, unter Wasser abgeschnitten, mit den Schnittflächen mehrere Tage im Wasser gestanden hatten, ohne daß dieses in dem Interzellularensystem hochgestiegen war.

Die *Entwicklung* der Luftkammern setzt schon im sehr jungen Blatt an der Basis ein und schreitet zur Spitze hin fort. Verfolgt man daher ein Blatt von der Spitze bis zur Basis, so trifft man nacheinander auf Luftkammern aller Entwicklungsstadien, von den jüngsten Interzellularen bis zu ausgebildeten Luftkammern. Eine zusammenhängende Darstellung der Entwicklung läßt sich am besten an Hand von optischen Schnitten eines Totalpräparates geben, da Mikrotomschnitte nicht gleichzeitig alle Kammern verschiedenen Alters treffen. Um die räumlichen Einzelheiten zu klären, ist eine Kombination optischer Längsschnitte mit Schnitten verschiedener Richtung durch die einzelnen Blattregionen notwendig. Wichtig sind vor allem gute Querschnitte, die vom Totalpräparat nicht zu gewinnen sind.

Ich möchte versuchen, an Hand der Abb. 26, die nach einem Totalpräparat (Methode siehe B II) gezeichnet wurde, die Entwicklung der Luftkammern bis zum mittleren Alter darzustellen. Es handelt sich um ein sehr junges Blatt mit *einer* Windung, dessen Scheitelzelle noch nicht aufgehört hat, Segmente abzuschneiden, und dessen älteste Segmente noch nicht in den endgültigen Zustand übergegangen sind. Auf der Oberfläche des Blattes sind an den Seiten die „einschneidig" (vgl. S. 57) verlaufenden Segmentgrenzen der obenliegenden Segmentreihe sichtbar. Segmentwand 1 ist die erste mit Sicherheit festzustellende. Ihr schließen

sich die jüngeren Segmentwände 3, 5, 7 usw. an. Das durch sie abgeschnittene Segment ist jedesmal mit gleicher Ziffer bezeichnet wie sie. In der Mitte, d. h. zu beiden Seiten der ersten sekundären Segmentwand,

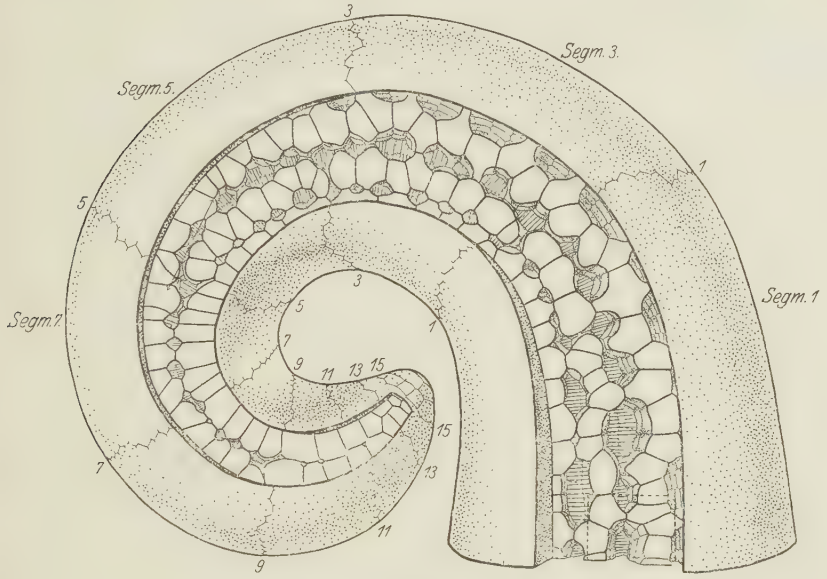


Abb. 26.

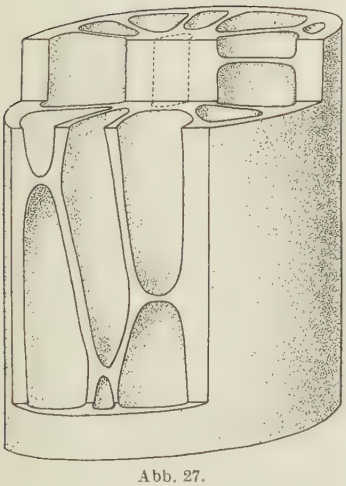


Abb. 27.

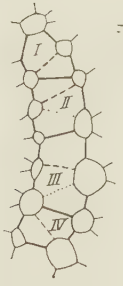


Abb. 25.

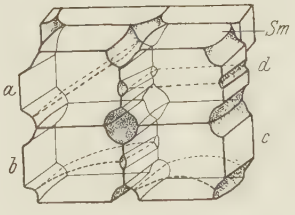


Abb. 28.

Abb. 25. Analyse der Aufteilung der Spantenmutterzellen von Segment 5 in Abb. 26. — Abb. 26. Totalpräparat eines jungen Blattes. Assimilationsgewebe im optischen Schnitt. Vergr. 253 : 1. — Abb. 27. Räumliche Anordnung der Luftkammern in einem fast ausgewachsenen Blatt. — Abb. 28. Vier verschiedene Typen der Aufteilung der Spantenmutterzellen. Schema.

ist das Kammergewebe durch Entfernung der beiden epidermalen Schichten bloßgelegt zu denken. Man sieht das Assimilationsgewebe im Anschnitt (zeichentechnisch durch stärkere Liniatur hervorgehoben) und

wirft zugleich einen Blick in die sich nach innen verengernden Luftkammern bis auf die an ihrem Grunde sichtbare Parenchymscheide, die in der Zeichnung einfach schraffiert wurde.

Das gesamte System von Spanten und Diaphragmen geht aus der drittäußersten Schicht des jungen Blattes hervor, der im Querschnitt (Abb. 7) noch einschichtigen Lage der „partition cells" (siehe Aufteilung der Segmente C II b). Ihre Zahl ist entsprechend der regelmäßigen Zahl von sekundären Segmenten konstant, in jedem Segment fünf (vgl. Abb.7), und wird vorerst nicht mehr durch radiale Wände vermehrt. Diese Zellen seien im folgenden als „Spantenmutterzellen" bezeichnet. Die Bildung der Luftkammern in dieser einen Zellschicht beruht auf einem rein schizogenen Vorgang und entspricht der Entstehung von typischem Schwammparenchym anderer Blätter. Nachdem die Aufteilung im Segment bis zum Stadium von Segment 3 in Abb. 4 fortgeschritten ist, eine Segmentlänge also in 2—4 Spantenmutterzellen zerlegt ist, setzt die Bildung von Interzellularen ein (vgl. Segment 11 und 9 in Abb. 26). Sie treten zunächst an sämtlichen Zellecken der Spantenmutterzellen auf, in der Reihenfolge der Entstehung der Segmentwände, und vergrößern sich durch Aufspaltung der Längswände entlang den radial verlaufenden Kanten der Spantenmutterzellen, sodaß auf dem Querschnitt und Radialschnitt bald die Interzellularen je zweier in radialer Richtung aneinandergrenzenden Zellecken miteinander verschmelzen. Ich möchte an dieser Stelle bereits auf die plastische Abb. 28 hinweisen, da sie durch die Kombination von Quer- und Tangentialschnitt die räumliche Auffassung erleichtert. Außer den Spantenmutterzellen (*Sm*) sind in dieser Abbildung im Hintergrund die Zellen der Parenchymscheide angedeutet. Es spalten sich nicht die ganzen Zellflächen, weder die antiklinen Quer- noch Längswände der Spantenmutterzellen auf. Daher entstehen isolierte Interzellularen — meist vier in jeder Segmentlänge —, die in längsverlaufenden Reihen angeordnet und an den Segmentgrenzen mehr oder weniger gegeneinander verschoben sind (vgl. Segmentwand 1 in Abb. 26). Der zunächst geschlossene Zylinder von Spantenmutterzellen (Abb. 7) wird auf diese Weise in zehn Längsreihen aufgeteilt. Diese Zahl kann auch im ausgewachsenen Blatt erhalten bleiben. Nicht allzu selten treten jedoch sekundäre Aufspaltungen ein, durch die kleinere überzählige Lufträume entstehen, die später zu erwähnen sind.

Mit dem vorherrschenden Wachstum des Blattes in der Längsrichtung hängt zusammen, daß auch die Ausbildung der Spanten in dieser Richtung derjenigen in der radialen Richtung voraneilt. Es sei daher zunächst die erstere erörtert. Es werden hauptsächlich Querwände gebildet, die jedoch meistens nicht mehr parallel, sondern geneigt zu den übrigen Querwänden verlaufen, und deren Lage maßgebend ist für die Form der älteren Spanten und die Ausgestaltung der Interzellularräume. Das

plastische Schema (Abb. 28) zeigt den Verlauf dieser schiefen Wände (- - -). Die meisten gehen von einem Interzellularraum zu einem benachbarten und schlagen dabei drei verschiedene Wege ein. Die einzelnen Typen sind in Abb. 28 wiedergegeben. Der regelmäßigste Aufteilungstyp ist der in Zelle *a* vorliegende. Die Wand (- - -) verläuft diagonal durch die Zelle zu einem höher oder tiefer liegenden Interzellularraum. In seteneren Fällen verläuft sie bogig zu dem auf gleicher Höhe liegenden Interzellularraum (- - - in Zelle *c*). Zwei weitere Aufteilungstypen zeigen die Zellen *b* und *d* in Abb. 28. Hier trifft die neugebildete Querwand (- - -) einseitig (in *b*) oder beiderseits (in *d*) auf eine Längswand, die noch mit der Nachbarzelle im Verbande ist, und erst jetzt wird an der Schnittkante ein neuer Interzellularraum angelegt. Dadurch wird deren Zahl, die bisher vier in der Segmentlänge betrug, noch nachträglich vermehrt, während sie bei den Aufteilungsweisen *a* und *c* nicht steigt. Eine Kombination der erwähnten Typen führt zu einer zwischen vier und acht schwankenden Zahl von Interzellularräumen in der Segmentlänge. Die Durchschnittszahl ist sechs. Es tritt später keine Vermehrung dieser Zahl mehr ein, und deshalb bietet sie Anhaltspunkte für die Bestimmung der Segmentlänge im ausgewachsenen Blatt, auf die ich später zurückkommen werde. Da von den obigen Typen der in Zelle *a* vorliegende der häufigste ist, erhalten sehr oft die Spantenzellen eine charakteristisch asymmetrische Form. Jede behält nur auf einer Seite Verbindung mit der Nachbarzelle, meist abwechselnd rechts oder links, während die gegenüberliegende Seite ganz von Interzellularraum begrenzt wird (vgl. die räumliche Anordnung im Schema Abb. 28). Es tritt nun das für Schwammparenchym typische lokale Flächenwachstum in den einzelnen Zellen ein. Hierdurch werden die an die Interzellularräume grenzenden Wandpartien stark vergrößert und in tangentialer Richtung zu „Armen" ausgezogen, aus denen durch weitere Aufteilung später die Diaphragmen hervorgehen. Die sich berührenden Membranteile der Verbindungsstücke dagegen stellen ihr Wachstum ein. Bei einer Aufteilung nach Typ *a* entstehen dann Zellkomplexe von zwei asymmetrischen Zellen, wie z. B. Komplex I und IV in Abb. 25. Diese Abbildung gibt die Analyse von Segment 5 in Abb. 26 wieder, die allerdings keinen Anspruch auf unbedingte Genauigkeit machen kann, da eine Gesetzmäßigkeit im Auftreten der einzelnen Typen nicht vorliegt und deshalb eine eindeutige Analyse in dem vorliegenden Stadium nicht mehr möglich ist. Die von mir angenommene Aufeinanderfolge der Wände ergibt sich aus der nebenstehenden Signatur. Je zwei ausgezogene Wände (——) begrenzen eine der vier Spantenmutterzellen. Außer diesen Zweiergruppen treten Gruppen von drei oder vier asymmetrischen Zellen auf, die aus einer einzigen Spantenmutterzelle hervorgehen. Die Dreier- bzw. Vierergruppen entstehen durch Kombination der Aufteilungstypen *b* oder *d* mit *a*. Dabei werden zu-

nächst eine (Fall *b*) oder zwei (Fall *d*) symmetrische Tochterzellen gebildet, deren jede sich nach Typ *a* weiterteilen und zur Bildung einer Dreiergruppe (Komplex II, III in Abb. 25) oder einer Vierergruppe führen kann. So erklärt es sich, daß regelmäßig mehr als acht asymmetrische Zellen (= Spantentochterzellen) in einer Segmentlänge vorkommen.

Es stoßen nach Beendigung der geschilderten Teilungen auf jeden Interzellularraum beiderseits 1—2 antikline Querwände auf, wodurch dieser im Tangentialschnitt die Form eines Fünf- bis Sechsecks annimmt. Im Laufe der weiteren Entwicklung verlängern sich die Interzellularräume, und die sich einschiebenden Querwände verlaufen parallel zu den Begrenzungsflächen der Spantenmutterzellen (—— Abb. 25). Es werden also wieder symmetrische, beiderseits von Interzellularraum begrenzte Zellen ge-

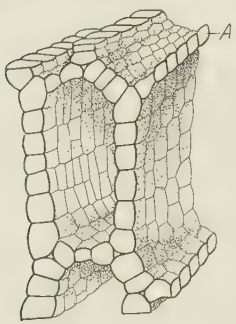


Abb. 29.

Abb. 30.

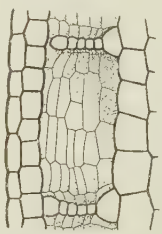


Abb. 31.

Abb. 29. Schema einer Luftkammer mittleren Alters. — Abb. 30—31. Zwei Luftkammern verschiedenen Alters im Radialschnitt. Optischer Schnitt. Vergr. 253 : 1.

bildet, die unter Aufteilung ein rasches Längenwachstum der Assimilationsspanten und Luftkammern hervorrufen. In Abb. 26 ist an den Spantenzellen der älteren Lufträume von Segment 1 das Auftreten der symmetrischen Zellen zu verfolgen. Abb. 32 a gibt das plastische Bild eines Ausschnittes aus einer gleich weit entwickelten Luftkammer in stärker vergrößertem Maßstabe und unter verändertem Gesichtswinkel. Es entspricht der durch die punktierte Linie in Segment 1 (Abb. 26) umgrenzten Region und gibt den Blick auf den Boden einer Kammer, der von den beiden Armen gebildet wird, und auf einen Teil der Kammerlängswände, deren Konvergenz nach dem Blattinnern hin durch den Querschnitt besonders deutlich wird. — Abb. 29 ist ein schematisiertes plastisches Bild einer älteren Luftkammer, das zugleich als Übersichtsbild dienen möge. Die Orientierung ist die gleiche wie in Abb. 26. Die Vorderfläche des Bildes stellt daher den Tangentialschnitt der Luftkammer, die rechte Seitenfläche den Radialschnitt durch die benachbarte Kammer dar. Die Aufsicht auf die (schattierte) Seitenfläche liefert ein Bild, wie es auf der Vorderfläche der Blocks *C* und *D* (Abb. 19) vorliegt,

das einen radialen Längsschnitt durch jüngere Blattregionen darstellt, und wie es dem Radialschnitt Abb. 31 entspricht. Diese Abbildung wurde in allen Einzelheiten genau nach dem Objekt aufgenommen (Methode B II wie Abb. 26). Die im Schnitt getroffenen Arme (entsprechend *A* in Abb. 29) wurden in Abb. 31 in stärkerer Liniatur hervorgehoben, während ich die tiefere Lage der Kammerlängswand durch schwache Schattierung anzudeuten versuchte. Abb. 30 gibt in gleicher Lage und Technik eine weit jüngere Luftkammer wieder, die etwa dem Segment 5 in Abb. 26 entstammen mag. Zwischen die Abb. 30 und 31 würden die in Abb. 19 wiedergegebenen Entwicklungsstadien einzuschieben sein, um ein Bild von dem Wachstum der Luftkammern in radialer Richtung zu geben, auf das ich im folgenden eingehen möchte. Es geht mit dem Längenwachstum der Kammern Hand in Hand und vollzieht sich unter Einschiebung von tangentialen Wänden in die Spantenzellen, wodurch die für den Tangentialschnitt erwähnten Spantenreihen räumlich zu radial gestellten Zellplatten ausgebaut werden. Diese Radienvergrößerung setzt ein, wenn die Luftkammern in ihrer Entwicklung ein Stadium erreicht haben, wie es in Segment 3 und 5 in Abb. 26 vorliegt. Abb. 30 z. B. stammt von einem Schnitt, der durch eine dem Segment 5 in Abb. 26 entsprechende Blattregion etwa in Richtung des Pfeiles radial verlaufen sein mag. In diesem Alter bestehen, wie aus der Abbildung hervorgeht, die Spanten aus zwei Zellen in radialer Richtung. Mit weiterem Wachstum des Blattes tritt eine Vergrößerung dieser Zahl ein. Es werden bald drei (Block *C* in Abb. 19), dann vier und fünf (*D* in Abb. 19), und weiterhin sechs (Abb. 31) Zellen und mehr gebildet. Im ausgewachsenen Blatt schwankt ihre Zahl meist zwischen 10 und 15. Ein Vergleich der Abb. 30 und 31 zeigt deutlich die relativ stärkere Längsstreckung des Interzellularraumes und die Aufteilung der Kammerlängswand in mehrere Einzelzellen, die auch in Abb. 31 noch eine geschlossene Zellplatte bilden. Die „méats" werden erst später angelegt.

Die Diaphragmen entstehen, indem sich die „Arme" der Spantenzellen durch radiale Wände aufteilen, deren Zahl von außen nach dem Blattinnern zu abnimmt, sodaß der Kreissektor zustande kommt, der die Grundform des Diaphragma darstellt. Seine Bildung setzt in den peripheren Spantenzellen mit ganz charakteristischen Wänden ein, deren Lage aus Abb. 32 b hervorgeht. Diese Abbildung zeigt einen Ausschnitt aus der peripheren Schicht von Spantenzellen, entspricht also der vorderen Zellschicht in Abb. 32 a, in einem etwas älteren Stadium. Es wird zuerst der Arm von der eigentlichen Spantenzelle abgetrennt durch die schräge Wand *b* (Abb. 32 b). Sie verläuft nicht von einem Interzellularraum zu dem darüberliegenden, sondern schräg auf eine der letztgebildeten Querwände *a* zu, die betreffende Spantenzelle dabei aufspaltend (Abb. 32 b). Entlang der oberen Radialkante dieser Wand wird dann ein

Interzellularraum gebildet (*Js* in Abb. 33). Durch frühzeitiges Auftreten dieser Wand *b* und nachträgliches Einschalten tangentialer Wände in die peripheren Teile können die Spanten auf weitere Strecken, sogar bis zur Parenchymscheide hin, gespalten werden (Abb. 21). Solche sekundären Spaltungen sind nicht selten und erklären die Überzahl von Spanten auf dem Querschnitt, die bereits oben erwähnt wurde. Von den zwei abgeschnittenen „Armen" wird im peripheren Teil des Diaphragma dann meist nur der eine durch eine Wand (*c* in Abb. 32 b) aufgeteilt, die einfach längs verläuft, so daß hier das Diaphragma in tangentialer Ausdehnung aus drei Zellen besteht. Nach dem Blattinnern zu tritt meist nur eine der Wand *b* oder *c* entsprechende Längswand auf, die weiter zentralwärts auch noch wegfällt, sodaß das Diaphragma sich zur Blattmitte hin verschmälert. Abb. 33 gibt den Blick in den unteren Teil einer

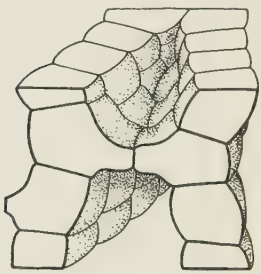


Abb. 32a.

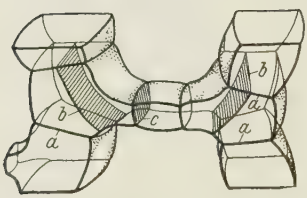


Abb. 32b.

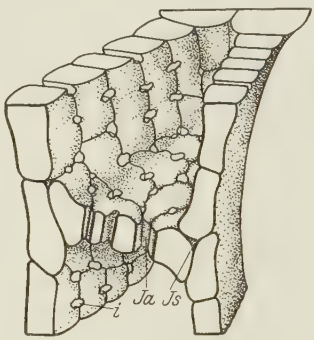


Abb. 33.

Abb. 32a. Ausschnitt aus einer jüngeren Luftkammer. (Schematisiert.) — Abb. 32b. Schema der Diaphragmenbildung. — Abb. 33. Ausschnitt aus einer ausgewachsenen Luftkammer mit Blick auf Diaphragma und Kammerlängswand.

Luftkammer aus einer fast ausgewachsenen Blattregion wieder, in gleicher Lage und Darstellung wie Abb. 29. Der Tangentialschnitt, ebenso wie das Zellnetz von Diaphragma und Kammerlängswand wurden nach einem Objekt aufgenommen und zum räumlichen Bilde ergänzt. In dem Diaphragma lassen sich die peripheren Zellen ziemlich genau auf das in Abb. 32 b gegebene Schema zurückführen. Der längere „Arm", der die Wand *c* ausgebildet hat, liegt in diesem Falle links, wie sich aus der Lage des großen an die subepidermale Schicht stoßenden Interzellularraumes (*Ja*) schließen läßt. Auch die Anordnung der bereits unter „Bau der Luftkammern" besprochenen Interzellularen in den Kammerwänden (der „méats" von Meunier) geht aus der Abb. 33 hervor.

Die weitere Entwicklung der Luftkammern bringt nichts wesentlich Neues mehr. Sie beruht auf der fortschreitenden Streckung und Ver-

mehrung der symmetrischen Zwischenzellen in der bereits für Segment 1 in Abb. 26 beschriebenen Weise. Deshalb will ich darauf nicht näher eingehen und verweise nur noch auf die Tangentialschnitte Abb. 34 und 35, die bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind und ein Bild von der starken Streckung der Spanten in der Längsrichtung geben. Abb. 34 würde der Abb. 32a, Abb. 35 dagegen der Abb. 33 entsprechen.

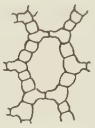


Abb. 34.

Es bleibt mir nun noch übrig, auf den Anschluß der Kammerwände an die beiden geschlossenen Gewebeschichten einzugehen, die als subepidermale Schicht und Parenchymscheide den Luftraum begrenzen. Dazu möchte ich auf die Radialschnitte Abb. 30 und 31 und die plastische Abb. 28 zurückgreifen. Die vom Radialschnitt getroffenen „Arme" haben nicht in ganzer Ausdehnung Anschluß an die subepidermale Schicht. Dies beruht auf der Bildung von Interzellularen an den Stellen, wo die „Arme" von je zwei asymmetrischen Zellen zusammenstoßen (*Ja* in Abb. 33). Es entstehen auf diese Weise die zwischen Diaphragma und subepidermaler Schicht vorhandenen Interzellularen, die besonders in Abb. 26 stark hervortreten. Die nach dem Blattinnern zu sich anschließende Parenchymscheide pflegt lange Zeit einschichtig zu sein, wird jedoch in diesen älteren Blättern häufig noch durch tangentiale Wände aufgeteilt und zeigt dann in der äußersten der beiden Schichten vielfach Interzellularenbildung.

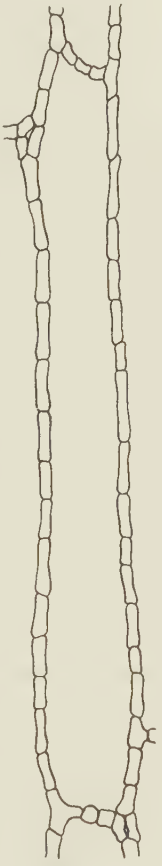


Abb. 35.

Abb. 34—35. Junge und ausgewachsene Luftkammer aus dem Tangentialschnitt. Handschnitt.

Zum Schluß sei noch einiges über die Begrenzungsflächen der Spantenzellen gesagt. Im Stadium von Segment 3 und 5 in Abb. 26 besteht das ganze Spantengewebe aus mehr oder weniger asymmetrischen Zellen, deren Wände auf dem Tangentialschnitt konkav zum Luftkammerhohlraum verlaufen. Auf dem zugehörigen Querschnitt (Abb. 19) dagegen zeigen sie die bekannte zum Hohlraum konvexe Form, die durch den Turgor der Zelle verursacht wird. Räumlich betrachtet liegen hier Sattelflächen vor, die in den beiden zueinander senkrechten Ebenen diese beiden entgegengesetzt gekrümmten Schnittbilder ergeben, wie es an Hand der Abb. 32a, b vorzustellen ist.

Vergleicht man rückblickend das gesamte Luftkammersystem mit typischem Schwammparenchym, so zeigt sich, daß es sich bei *Pilularia* um

ein Schwammparenchym von besonders hoher Differenzierung handelt. Die einzelne asymmetrische Spantenzelle läßt sich als eine Schwammparenchymzelle auffassen, die in radialer, quer- und längstangentialer Richtung „Arme" ausbildet. Die radialen „Arme" bleiben jedoch untereinander im Verband, sodaß in dieser Richtung Lamellen ausgebildet werden. Außerdem sind die „Arme" nach den drei Richtungen des Raumes in mehr oder weniger zahlreiche Einzelzellen aufgeteilt, die sich in verschiedenem Grade differenzieren. In quertangentialer Richtung werden nur 1—2 Zellen gebildet. Je zwei „Arme" bilden ein Diaphragma. Die abgeschnittenen Zellen zeigen ihrerseits Ansätze zur Schwammparenchymbildung, indem sie sehr kurze „Arme" ausbilden, die die „méats" der Diaphragmen begrenzen (Abb. 33). In der Blattlängsrichtung erreichen die Einzelzellen der „Arme" ihre größte Zahl und Länge, während in radialer Richtung ihre Zahl und Ausdehnung beschränkt bleibt, aber die Differenzierung der Einzelzellen besonders hoch ist. Diese spalten an zahlreichen Stellen ihre tangentialen Wände auf, wodurch die „méats" der Kammerlängswände entstehen (Abb. 33). Die Zellen dieser Wände sind daher wieder als Schwammparenchymzellen mit zahlreichen kurzen „Armen" aufzufassen.

3. Das Leitbündel.

Das Leitbündel durchzieht in Gestalt eines zentralen Zylinders das Blatt bis zu seiner Spitze, wo es sich in der unter C II d 4 näher erläuterten Weise im Gewebe verliert. Es wird wie die epidermalen Schichten frühzeitig angelegt und hat seine endgültige Größe erreicht, bevor das Assimilationsgewebe ausgewachsen ist, sodaß in späteren Entwicklungsstadien die Vergrößerung des Blattquerschnittes nur auf Vergrößerung der Spanten und der beiden epidermalen Zellschichten beruht. Der Leitbündelquerschnitt Abb. 36 ist z. B. einer Blattregion vom Entwicklungsstadium des Blockdiagramms *B* in Abb. 19 entnommen. Abb. 38 gibt das Bündel eines Querschnittes mit bereits 5—7zelligen Spanten wieder, entspricht also dem Stadium vom Block *D* in Abb. 19. Sämtliche Querschnitte (Abb. 36—39) wurden bei gleicher Vergrößerung aufgenommen. Aus Abb. 38 geht hervor, daß die Differenzierung der Leitelemente sehr spät einsetzt, denn es sind nur die Primanen im Gefäß- und Siebteil (*Tp* und *Sp*) und ein kleiner Teil der späteren Siebröhren (*S*) ausgebildet. Die übrigen Siebröhren und die Tracheïden sind noch sämtlich undifferenziert. — Ich möchte zunächst den *Bau des Leitbündels* eines ausgewachsenen Blattes, wie ihn Abb. 39 darstellt, betrachten. Es fallen vor allem die beiden großen Schraubentracheïden (*T*) ins Auge, die, durch zwei Reihen großlumiger Parenchymzellen voneinander getrennt, in der Mitte des Bündels liegen. An diese schließen sich die übrigen, teils Ring-, teils Schraubentracheïden an, in flachem Bogen zur Dorsalseite des Blattes

hin verlaufend und an Größe abnehmend. Es entsteht dadurch der von Russow (1872) erwähnte „stumpfe Winkel", dessen Scheitel zur Ventralseite gerichtet ist. Zwischen den beiden „großen Tracheïden" finden sich im Anschluß an die erwähnten zentralen Parenchymzellen die beiden — selten drei — Gefäßprimanen (*Tp*), während weiter dorsal zwischen den Schenkeln des Tracheïdenwinkels der Hauptkomplex von Siebröhren (*S*) liegt, der von Leitparenchym umgeben wird. Zwei weitere kleinere Gruppen von Siebröhren liegen ventral von den großen Tracheïden, ebenfalls durch Parenchym abgegrenzt, das auch sonst überall zwischengelagert ist. Ein Kreis von relativ großen Parenchymzellen (*Ph*) umgibt das gesamte Leitbündel. Er sei nach Russow (1872) als Phloëmscheide bezeichnet, wozu mich ein Vergleich mit dem Bündel von *Marsilia* (siehe Russow, Fig. 26) veranlaßte, obgleich die Siebröhren, die bei *Marsilia* noch als geschlossener Ring das Bündel umgeben, bei *Pilularia* in geringerer Zahl entwickelt und auf einzelne Komplexe beschränkt sind. Diese Phloëmscheide besteht aus großen, stark gerbsäurehaltigen Zellen, an die sich nach außen die ebenfalls gerbsäurereiche Endodermis (*E*) mit typischen Casparyschen Streifen anschließt. Letztere entsteht aus der äußersten Procambiumschicht, wie schon erwähnt und auch von Johnson (1898) festgestellt wurde. Die Endodermis wird nach außen umgeben von einem Zylinder großer parenchymatischer Zellen (*P*), die reichlich Stärke führen und als geschlossene Schicht die innere Begrenzung der Luftkammern bilden. Sie wurde bereits mit dem Namen „Parenchymscheide" benannt, der mir in Anlehnung an die entsprechend gelagerte Zellschicht der Gramineenleitbündel berechtigt erscheint (vgl. Schwendener 1898). — Bezüglich des Baues der einzelnen Leitelemente verweise ich auf die erwähnte Arbeit von Russow (1872). — Über die *Entwicklung des Leitbündels* liegen außer der Bemerkung Johnsons, daß die Lage der „großen Tracheïde" konstant sei, keine weiteren Untersuchungen vor. Es gelang mir, durch Beobachtung und Analyse genügend zahlreicher Querschnittbilder auch im ausgewachsenen Blatt die genetischen Linien mit genügender Sicherheit festzustellen und dadurch eine Lagebeziehung aufzufinden zwischen den Leitelementen und den sekundären Segmenten des Blattes. Den folgenden Ausführungen lege ich als Auswahl der untersuchten Entwicklungsstadien die Abb. 36—38 zugrunde, in denen die sekundären Segmentwände mit stärkerer Liniatur ausgezogen sind, während die gestrichelte Signatur (- - -) die ersten Aufteilungen im sekundären Segment andeutet.

Das jüngste Stadium, auf dem man die ersten Leitelemente überhaupt erkennen kann, entspricht dem der Abb. 8. Hier ist bereits die „große Tracheïde" angelegt, die sich infolge ihrer konstanten Lage von älteren Stadien bis hierher zurückverfolgen läßt. In Abb. 36 ist sie durch ihre Größe von allen anderen Elementen zu unterscheiden. Sie gehört

dem Procambium von „section" II an, dessen Entwicklung zunächst verfolgt werden möge. Das Segment wird zuerst kreuzweise aufgeteilt (- - -). Die „große Tracheïde", die immer in dem Winkel von Segmentwand I und II angelegt wird, entspricht dem einen Viertel, wie aus Abb. 8 hervorgeht. Sie kann auch durch zwei Tracheïden von geringerer Größe ersetzt werden (Abb. 36, 38), deren jede dann einem Achtel entspricht. In den Anlagen dieser „großen Tracheïden" werden die weiteren Teilungen, aber nicht das Wachstum eingestellt. Dadurch erreichen sie den großen Querdurchmesser und drängen die umliegenden Zellen beiseite. Die Folge ist die in Abb. 37 besonders auffallende Ausbuchtung der Segmentwand II, die für die Analyse älterer Stadien (Abb. 38, 39) wertvoll ist. Die Ausbildung dieser ersten Tracheïdenanlagen zu Schraubentracheïden setzt erst so spät ein, daß sie zu den zuletzt ausgebildeten Elementen zu stellen sind. — Die übrigen drei Viertel von Segment II teilen sich in verschiedenem Grade auf. Die beiden zur Medianen gewandten Viertel schalten noch 1—2 Wände senkrecht zur Medianen ein (Abb. 36, 39) und bleiben als relativ große Leitparenchymzellen (*L*) zwischen den „großen Tracheïden" erhalten. Die beiden peripher gelegenen Zellen gehören der Endodermis (*E*) und Phloëmscheide (*Ph*) an. Die Leitparenchymzellen enthalten sämtlich Gerbsäure und mehr oder weniger stärkeführende Plastiden, worauf auch Russow (1872) hinweist. — Das restliche Viertel von Segment II schneidet zuerst ebenfalls die Mutterzelle für Endodermis und Phloëmscheide ab, während es sich im übrigen in kleine Zellen aufteilt. Von diesen gestalten sich einige zu Siebröhren (*S*) — der kleinen Siebröhrengruppe der Ventralseite — aus, während die anderen parenchymatischen Charakter behalten. — Die größte Anzahl von Leitelementen liefert das große dorsale Segment I, dessen Analyse nur für die größeren Zellkomplexe (Viertel) genau durchgeführt werden konnte (- - -). Von den zunächst gebildeten vier Vierteln (vgl. Abb. 8) weisen die an die Mediane grenzenden, zentral gelegenen nach weiterer Aufteilung die ersten differenzierten Elemente auf. Im Winkel von Mediane und Wand I wird in jedem dorsalen Segment durch Ringauflagerungen eine Tracheïde ausgebildet. Diese beiden stellen die Gefäßprimanen des Blattes dar (*Tp* in Abb. 36). Sie bleiben meist die einzigen im Leitbündel und fallen zunächst fast in jedem 10-μ-Schnitt ins Auge, da ihre Ringe sehr dicht liegen. Erst mit zunehmender Streckung des Blattes entfernen sich die Ringe voneinander, und die zwischen ihnen liegenden Wandpartien werden durch das Wachstum der Nachbarelemente bis zur starken Verengung des Lumens zusammengedrückt (Abb. 39). Auf Schnitten durch ausgewachsene Blätter sind diese Primanen daher leicht zu übersehen. Fast gleichzeitig mit den Gefäßprimanen treten im peripheren Viertel zu beiden Seiten der Medianen die Siebprimanen (*Sp* in Abb. 36) auf. Es wird auch hier, wie in Segment II.

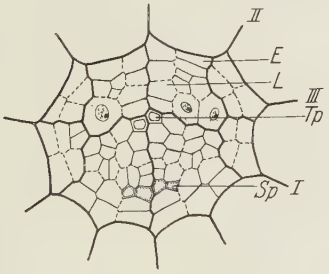


Abb. 36.

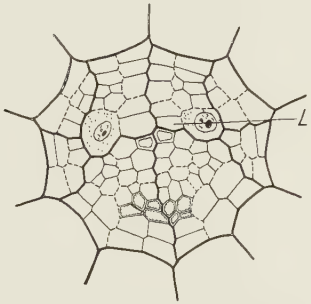


Abb. 37.

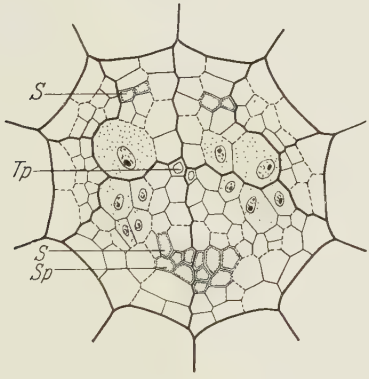


Abb. 38.

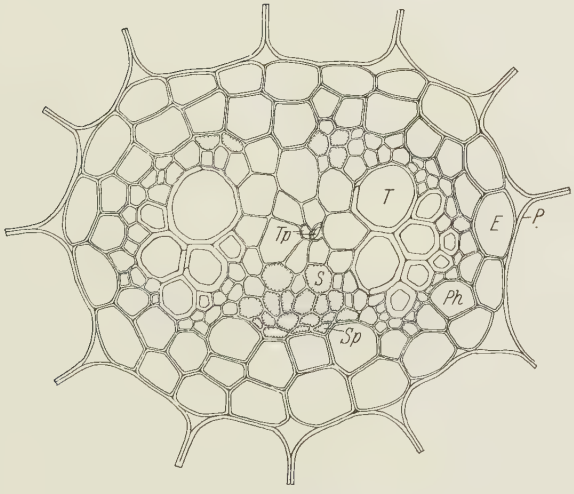


Abb. 39.

Abb. 36—39. Leitbündelentwicklung auf Querschnitten. Vergr. 480 : 1.
Abb. 36—38: 10 μ, Abb. 39: 20 μ.

zunächst durch eine Perikline die Mutterzelle für Endodermis und Phloëmscheide abgeschnitten, die gewöhnlich eine tangentiale (Abb. 36) und wenige radiale Wände einschaltet (Abb. 37, 38). In dem zentral gelegenen Achtel werden dann an der Grenze der Phloëmscheide die Siebprimanen (*Sp* in Abb. 36), meist vier, seltener 5—6, angelegt und zentripetal anschließend die späteren Siebröhren (*S* in Abb. 36) herausdifferenziert. Die Siebelemente jüngerer Stadien sind auf Mikrotomquerschnitten am sichersten an ihren verdickten Wänden von stark lichtbrechender Substanz zu erkennen, die Eosin stark speichert. — Außer den erwähnten Elementen bilden sich aus dem dorsalen Segment I die meisten der Tracheïden (*T* in Abb. 39) und das Leitparenchym (*L*), das die einzelnen Gruppen von Leitelementen gegeneinander abgrenzt. Dabei liefert von den beiden der Mediane abgekehrten Vierteln das periphere nur Endodermis und Phloëmscheide, das zentrale fast ausschließlich Tracheïden, die in 1—3 Reihen nebeneinander als Schrauben- bzw. Ringtracheïden mit stark verholzten Wandauflagerungen den Hauptbestandteil des Tracheïdenbogens ausmachen (Abb. 39). — Die Segmente III und IV beteiligen sich in ihrem peripheren Teil am Aufbau der Endodermis und Phloëmscheide, während ihre inneren Zellen sich durchweg zu Leitparenchym und vereinzelt zu Tracheïden herausbilden (Abb. 39).

Zusammenfassend stellt sich die Verteilung und Entwicklung der Leitelemente so dar: Der Hauptteil der Leitelemente entfällt auf das dorsale Segment I, aus dem die Siebprimanen und späteren Siebröhren, sowie die Gefäßprimanen und die Mehrzahl der übrigen Tracheïden hervorgehen. Segment II liefert außer der einen bzw. den zwei „großen Tracheïden" nur die kleine Siebröhrengruppe der Ventralseite, im übrigen tragen alle Segmente zur Bildung des füllenden Leitparenchyms bei. In der Entwicklung wird die „große Tracheïde", die sich als erste anlegt, von sämtlichen anderen Elementen überholt. Zunächst werden sehr früh die Siebprimanen fertig ausgebildet (Abb. 36), mit ihnen fast gleichzeitig die Gefäßprimanen. Diesen folgen die späteren Siebelemente (Abb. 37, 38) und zuletzt die Tracheïden (Abb. 39), beginnend mit den kleinlumigen Schraubentracheïden, denen sich zum Schluß die größeren anreihen.

Betreffs der *Entwicklung der Einzelelemente* möchte ich wieder auf die Arbeit von Russow (1872) hinweisen. Nur über die von Johnson (1898) angeschnittene, jedoch nicht eindeutig beantwortete Frage der relativen Länge der „großen Tracheïde" will ich einige ergänzende Beobachtungen erwähnen. Johnson stellte 1898 für *Marsilia* fest, daß die „große Tracheïde" nicht quergeteilt wird, also die Länge des Segmentes beibehält. Für *Pilularia* spricht er (1898) das gleiche nur als Vermutung aus. Bereits nach meinen zahlreichen Schnitten glaubte ich behaupten zu dürfen, daß bei *Pilularia* die Länge dieser Tracheïde nur der eines halben

Segmentes entspricht. Eine Bestätigung meiner Beobachtung fand ich dann auf dem Umweg über die Luftkammeruntersuchungen. Die ziemlich konstante Zahl von 5—7 Luftkammern in einer Segmentlänge ermöglicht, wie schon erwähnt, eine annähernde Bestimmung der Segmentgrenzen auch in älteren Blättern. Ich verglich nun an aufgehellten, mit Gentianaviolett gefärbten Blättern die Zahl der Luftkammern, die auf die Länge einer ausgebildeten „großen Tracheïde" entfielen. Es waren im Durchschnitt 3—3 $^1/_2$, eine Zahl, die in auffallender Übereinstimmung mit der Beobachtung steht, daß die Länge der großen Tracheïde der eines halben Segmentes entspricht.

Ein Vergleich des fertigen Leitbündels mit dem des Blattstieles von *Marsilia* (Russow 1872, Fig. 26) zeigte mir, daß die beiden Bündel in der Anordnung der Elemente nicht ohne Beziehung zueinander stehen. Allgemein sind der Querdurchmesser und die Zahl der Elemente bei *Marsilia* größer als bei *Pilularia*. Um etwaige Zusammenhänge herauszuarbeiten, bedürfte es weiterer entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen.

4. Die Apikalöffnung.

Eine besondere Ausgestaltung erfahren die Spitzen der Blätter, nachdem die geschilderte Differenzierung im ganzen Blatt mehr oder weniger vollendet ist. Es werden kraterförmige Öffnungen an den Blattspitzen gebildet, auf deren Vorhandensein ich durch das physiologische Verhalten der Blätter aufmerksam wurde. Ich bemerkte an ihren Spitzen, vor allem in meinen Kulturen, aber zu bestimmten Zeiten auch im Freien, eine Abscheidung von Wasser, das sich zu mehr oder weniger großen Tropfen ansammelte. Es handelt sich hier um Guttation, die vor allem an Wasserpflanzen immer wieder beobachtet und an den verschiedensten Objekten eingehend untersucht worden ist. Von den zahlreichen Arbeiten möchte ich hier nur diejenigen von Volkens (1883) und die von Sauvageau (1891) über submerse Monocotylen erwähnen, im übrigen auf das Literaturverzeichnis verweisen. Für *Pilularia* konnte ich außer einer beiläufigen Erwähnung bei Minden (1899) und Stahl (1920) keine Angaben über die Guttation finden. Es ergab sich die Frage, auf welchem Wege das Wasser aus der Blattspitze nach außen gelangt, d. h. ob bestimmte Guttationsöffnungen vorhanden und wie diese beschaffen sind. Ich entdeckte zunächst, daß die Spitzen älterer Blätter sämtlich verrottet sind. Das Gewebe ist zerstört und fällt durch die braune Färbung auf, die für die abgestorbenen Zellen charakteristisch ist. Die nächstliegende Deutung dieser Tatsache war, daß es sich um äußere Einflüsse — etwa um ein Vertrocknen oder Verbrennen — handle; doch beobachtete ich dieselbe Erscheinung, wenn auch weniger stark ausgeprägt, bald auch an solchen Blättern, die ich unter Ausschaltung direkter Besonnung in Kulturen, die ständig mit einer Glasglocke bedeckt waren,

hatte aufwachsen sehen. Die Abb. 40 gibt die Photographie einer Kultur wieder, die besonders stark guttierte. Der an der Blattspitze gebildete Tropfen pflegte nach geraumer Zeit am Blatt herabzugleiten, während sofort die Bildung eines neuen Tropfens begann. Es waren daher in den Kulturen ständig mehrere Wassertropfen an einem Blatt zu finden, wie die Photographie zeigt. Es mußte ein Verfall der Blattspitze vorliegen, der unabhängig von Witterungseinflüssen einsetzte, also etwa als „autonom" bezeichnet werden kann, und der zur Bildung

Abb. 40. Photographie einer stark guttierenden *Pilularia*-Kultur.

der kraterförmigen Öffnung führt, die in Anlehnung an SAUVAGEAU als „Apikalöffnung" bezeichnet sei.

Die Untersuchung der Apikalöffnung wurde — abgesehen von ihren ersten Stadien — an Blättern vorgenommen, deren Guttation ich beobachtet hatte. Die Bildung der Öffnung setzt je nach den äußeren Bedingungen auf den verschiedensten Entwicklungsstufen des Blattes ein, jedoch immer gegen Ende der Entrollung, deren Zeitpunkt ebenfalls variiert. Wie verschieden weit die Differenzierung der Blätter zu der Zeit fortgeschritten sein kann, geht aus einem Vergleich der Abb. 42 und 43 hervor. In Abb. 42 sind die Tracheïden der Spitze bereits voll entwickelt, die Zellen zeigen noch keine Spuren des Verfalles, während in Abb. 43 die Bildung der Apikalöffnung bereits einsetzt, obwohl die Leit-

bündelzellen noch undifferenziert sind. Um einen Einblick in die Zellanordnung einer Blattspitze im Stadium der Entrollung zu geben, füge ich Abb. 46 ein, die nach dem medianen Sagittalschnitt eines Blattes gezeichnet wurde, das noch eine Windung besaß. Die Scheitelzelle ist in der gewöhnlichen Weise aufgeteilt, die Epidermis, subepidermale Schicht und das Assimilationsgewebe sind ausdifferenziert. In letzterem ist das Plasma stark vakuolisiert, während es in der Epidermis überhaupt nur noch als dünner Wandbelag vorhanden ist. Die Streckung der Zellen, vor allem auch der Epidermiszellen, ist gering, sodaß sie eine fast isodiametrische Form haben, die sie auch später beibehalten. Interzellularen von geringer Größe sind im Assimilationsgewebe vorhanden und stellen die Fortsetzung der Luftkammern dar. Größere Interzellularräume finden sich als Atemhöhlen der deutlich erkennbaren Spaltöffnungen (*Sp*), deren zwei im Schnitt getroffen sind. Die Spaltöffnungen ziehen sich bis dicht an die Spitze heran, auch hier meist an den Segmentgrenzen entlang. Das Procambium dagegen zeigt noch wenig Differenzierung. Die Zellen sind nur in die Länge gestreckt und deuten durch ihre mehr oder weniger elliptisch ausgezogenen Kerne ihre Bestimmung zu Leitelementen an. Sie fallen im Präparat durch ihren noch stark meristematischen Charakter auf, durch den sie sich scharf vom umliegenden Gewebe abheben. Das Procambium nimmt in den jüngsten Segmenten einen relativ größeren Raum ein als im übrigen Blatt, wie aus der Abbildung hervorgeht, und die weitaus größere Zahl der Procambiumzellen differenziert sich später zu Tracheïden. Es entsteht dadurch in der Blattspitze eine büschelartige Verbreiterung des Leitbündels, das vorwiegend aus Tracheïden besteht, die nur von wenig Parenchymzellen durchsetzt sind. Die Verteilung der Tracheïden ist aus Abb. 48 ersichtlich, die einen Blattquerschnitt etwa 120 μ unterhalb der Spitze eines guttierenden Blattes abbildet. Die Länge der Tracheïden nimmt mit An-

Abb. 41. *Osmunda regalis*. Pflanze mit Tuschemarken zur Messung des Längenwachstums (siehe Text S. 96).

näherung an die Spitze ab, wie aus Abb. 42 zu ersehen ist, und sie lagern dicht gestellte Schraubenverdickungen auf. Einen Anhaltspunkt für den

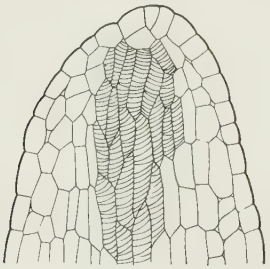


Abb. 42.

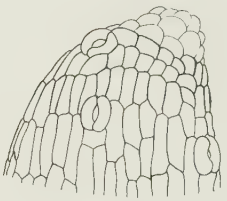


Abb. 44.

Abb. 43.

Abb. 47.

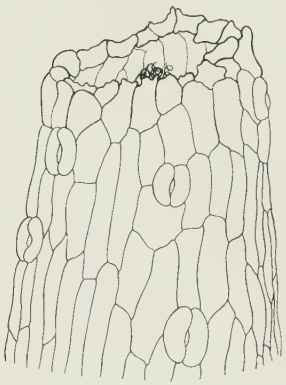


Abb. 45.

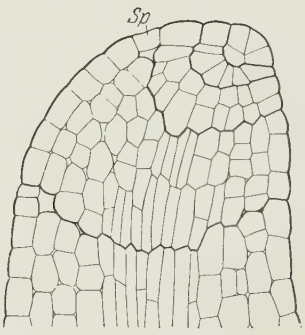


Abb. 46.

Abb. 42. Längsschnitt durch eine fast fertig differenzierte Blattspitze von *Pilularia*. Apikalöffnung noch nicht angelegt. Optischer Schnitt. Vergr. 304 : 1. — Abb. 43. Längsschnitt durch eine erst schwach differenzierte Spitze. Apikalöffnung bereits im Entstehen. 10 μ. Vergr. 304 : 1. Abb. 44. Aufsicht auf die Spitze eines Blattes. Spitzenzellen in Abrundung begriffen. — Abb. 45. Fertig ausgebildete Apikalöffnung von der Ventralseite, mit den freien Enden der Tracheïden. Vergr. 304 : 1. — Abb. 46. Sagittalschnitt durch eine schwach differenzierte Blattspitze vor Bildung der Apikalöffnung. 10 μ. Vergr. 304 : 1. — Abb. 47. Übersichtsbild zur Tracheïdenverbreiterung in der Blattspitze. Optischer Schnitt.

Umfang der Tracheïdenverbreiterung in der Spitze gibt das Übersichtsbild Abb. 47.

Der Ausgangspunkt für die Bildung der Apikalöffnung ist der Scheitelzellkomplex mit seinen jüngsten Segmenten, von dem aus der Krater sich kreisförmig ausbreitet. Infolge der unter C II b erwähnten ventralen Überkippung der Scheitelzelle liegt er daher nicht genau auf der Spitze des Blattes, sondern etwas ventralwärts verschoben (vgl. Abb. 43 und 45). An jungen, sich entrollenden Blättern fällt im lebenden Zustand der Scheitelzellkomplex bereits bei Betrachtung mit schwachem Objektiv ins Auge. In Aufsicht auf die Blattkuppe erscheint diese Region heller, weil die dicht unter ihr mündenden Tracheïden kein Chlorophyll führen, wäh-

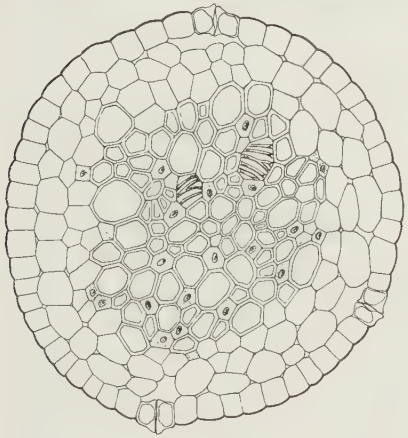


Abb. 48.

Abb. 49.

Abb. 48. Querschnitt durch die Region der Tracheïdenverbreiterung, 120 μ unterhalb der Spitze. 10 μ. Vergr. 326 : 1. — Abb. 49. Fertig ausgebildete Apikalöffnung im Längsschnitt. 10 μ. Vergr. 326 : 1.

rend die Umgebung durch die sich nach innen anschließenden chloroplastenreichen Assimilationszellen satt grün gefärbt ist. Diese Zellen verfallen zuerst. Ihre Mittellamellen verquellen, wie es in Abb. 18 sichtbar ist, und die Zellen runden sich ab. Ihre Membranen sind, solange der Turgor noch wirksam ist, straff gespannt, und man erhält Bilder wie die Abb. 44, in der die inhaltarmen, degenerierenden Zellen der Spitzen durch feinere Linien gekennzeichnet sind. Die Spaltöffnungen an der Spitze sind in diesem Zustand immer weit geöffnet, und ich konnte eine Öffnungs- und Schließbewegung nicht mehr nachweisen. Bei Behandlung mit Kaliumnitrat bis zur eintretenden Plasmolyse in den Schließzellen trat keine Veränderung des Spaltes ein. Die Atemhöhle ist jedoch weiterhin mit Luft gefüllt, auch wenn die Blattspitze selber bereits Wasser ausscheidet. Die Spaltöffnungen sind daher nicht als Wasserspalten anzusprechen, wie es zunächst in Anlehnung an die Guttationseinrichtungen anderer Pflanzen (vgl. Volkens 1883, Weinrowsky 1898 und Neumann-

Reichardt 1918) nahelag. Sobald der Turgor in den erwähnten Zellen der Blattspitze nachläßt, werden ihre Membranen wellig, und die Zellen fallen ein, wie aus Abb. 43 hervorgeht. Diese Abbildung zeigt ferner, daß inzwischen auch das nach innen sich anschließende Gewebe degeneriert ist. Der Zellinhalt hat sich von den Wänden gelöst und zusammengeballt. Die Wände sind zusammengefallen, sodaß in diesem Zustand sich bereits eine Einsenkung im äußeren Umriß der Blattspitze herausgebildet hat, während die naheliegende Spaltöffnung und ihre Atemhöhle noch vollständig erhalten sind. Da die Spaltöffnungen nicht mehr funktionieren, so sind sie und die ihre Atemhöhlen begrenzenden Zellen erhöhter Austrocknungsgefahr ausgesetzt, denn der Transpirationsschutz durch Schluß der Spaltöffnung fällt fort. Der Verfall verzögert sich, wenn die Pflanze dauernd in mit Feuchtigkeit gesättigter Luft bleibt, womit ich die geringere Ausbildung der Apikalöffnung meiner Kulturexemplare gegenüber der an Blättern aus dem Freien erklären möchte. Die Zerstörung der Blattspitze greift dann auf die angrenzenden Zellen über und erreicht den Anschluß an die erwähnten Atemhöhlen und die Tracheïden, die inzwischen meist fertig differenziert sind. Es entstehen dadurch von dem eigentlichen Krater aus Seitenhöhlen zu den Spaltöffnungen hin (Abb. 49). Über diesen Höhlen ist die Epidermis zunächst noch erhalten, sodaß die Spitze im Schnitt den Eindruck macht, als sei sie unterminiert. Erhöht wird dieser Eindruck dadurch, daß die Tracheïden widerstandsfähiger gegen den Zerfall sind als das umgebende Assimilationsgewebe. Sie lösen an den Enden die nicht verdickten Wandpartien auf, sodaß die zerzausten Schraubenbänder frei in die Öffnung hineinragen. Am voll ausgewachsenen Blatt ist die Spitze völlig verfallen. Man findet ihre Zellen nur noch als mehr oder weniger formlose Reste von brauner Färbung am Rande des Kraters, der die ausgebildete Apikalöffnung darstellt. Die Abb. 45 gibt den Blick in eine solche kraterförmige Apikalöffnung, von der Ventralseite gesehen, wieder. Sie wurde nach dem Totalpräparat eines schwach etiolierten Blattes gezeichnet. Die in die Öffnung hineinragenden Tracheïdenbruchstücke geben ein anschauliches Bild von der direkten Verbindung der Atmosphäre mit dem wasserleitenden Gewebe, aus dem das Wasser ohne irgendwelches Hindernis nach außen gelangen kann.

Es liegt in der Guttationsöffnung des Blattes von *Pilularia* — um kurz zusammenzufassen — eine Öffnung vor, die von einem bestimmten Zentrum, der Scheitelzelle, ausgeht. Die Spaltöffnungen werden mit einbeschlossen, bilden aber nicht den Ausgangspunkt. Die fertig ausgebildete Öffnung entspricht etwa den von Sauvageau (1891) beschriebenen epithemlosen Apikalöffnungen verschiedener Monokotylen (vgl. Sauvageau 1891, Fig. 4).

Auch der Cotyledo zeigt regelmäßige und starke Guttation, was ich

anschließend erwähnen möchte. Dies darf besonders hervorgehoben werden, da SAUVAGEAU für die von ihm untersuchten guttierenden Wasserpflanzen in vielen Fällen keine Guttation der Cotyledonen feststellte. Ich beobachtete die reichliche Wassersekretion der Cotyledonen vor allem in Kulturen, die beständig mit Glasglocke bedeckt waren. Was die anatomische Seite anbetrifft, so ist die Guttationsöffnung des Cotyledo entsprechend seinem Bau vereinfacht. Die Epidermiszellen an der Spitze sind langgestreckt, sodaß durch Zerfall einer einzigen Zellreihe bereits eine verhältnismäßig große Öffnung zustande kommt. Die in den Epidermiszellen enthaltenen Chloroplasten sind an der Spitze des Cotyledo schwach grün gefärbt, zahlreich, aber kümmerlich klein, wie aus Abb. 52 hervorgeht. Ein vollständiges Verrotten von Zellen fand ich meist nicht. Die Zellen wichen voneinander, blieben aber als Fragmente längere Zeit erhalten, was wohl mit dem erwähnten Aufenthalt in der mit Feuchtigkeit gesättigten Luft zusammenhängen mag. Die Öffnung entwickelt sich entweder direkt an der Spitze (Abb. 50) oder ein Stück unterhalb derselben

Abb. 50.

Abb. 51.

Abb. 52.

Abb. 50—52. Cotyledonen von *Pilularia*. Entwicklung der Apikalöffnung. Vergr. 146 : 1.

(Abb. 52). Im ersten Falle bildet der Cotyledo an seiner Spitze eine trichterförmige Öffnung dadurch, daß die langgestreckten Zellen voneinanderweichen. Die Mittellamellen verquellen, und die einzelnen Zellen krümmen sich, zunächst unter Erhaltung ihres Turgors, nach außen. Mit zunehmender Degeneration der Zellen tritt dann Schrumpfung der Wände ein, wie die Zelle links in Abb. 50 zeigt. Die an die Epidermis sich anschließenden Zellen im Innern sind langgestreckt und umgeben in älteren Cotyledonen die zwei — selten mehrere — Tracheïden, wie ich auf dem Querschnitt feststellte. Sie werden ebenfalls voneinander gelöst und ragen mit ihren freien Enden in die Guttationsöffnung hinein, wie Abb. 50 wiedergibt. Diese Abbildung stellt einen Cotyledo dar, 5 Tage nachdem er sichtbar geworden war, der bereits am 3. Tage zu guttieren anfing, und dessen Guttationsöffnung gebildet wurde, ehe die Differenzierung der Tracheïden vollendet war. An anderen Cotyledonen

bleiben die Zellen an der Spitze selber im Verband, und die Guttationsöffnung geht aus von einer darunterliegenden Stelle (Abb. 52). An sehr jungen, aber bereits guttierenden Cotyledonen fand ich mehr oder weniger dicht unterhalb der Spitze eine weitgeöffnete Spaltöffnung (Abb. 51), die ebenfalls keine Öffnungs- und Schließbewegungen mehr ausführte und mit unscheinbaren Chloroplasten erfüllt war. In diesem Falle waren die Zellen der Blattspitze in Verfall begriffen, spreizten aber nicht voneinander ab. Es wäre daher denkbar, daß die in Abb. 52 wiedergegebene Guttationsöffnung ihre erste Verbindung mit der Außenwelt durch eine solche Spaltöffnung erhalten hat. Es handelt sich bei dem hier wiedergegebenen Präparat um einen stark guttierenden Cotyledo einer Keimpflanze, die bereits das zweite Blatt gebildet hatte. Die Spitzenzellen sind noch im Verbande, ihr Inhalt ist abgestorben und zu bräunlichen Ballen zusammengeschrumpft. Die Guttationsöffnung liegt etwa eine Zellenlänge von der Spitze entfernt. Die Tracheïden sind in diesem Falle — entgegen der Beobachtung Hansteins (1865) an Cotyledonen von *Marsilia* — bis in die Spitze hinein entwickelt, ihre Membranen sind ebenfalls aufgelöst, und ihre Schraubenverdickungen münden in die Höhlung der Guttationsöffnung. Bald unterhalb derselben besitzen die Epidermiszellen zahlreiche große Chloroplasten, die in die Zeichnung mit eingetragen wurden, um den Unterschied zu den degenerierten Zellen hervorzuheben.

Sowohl für den Cotyledo wie für die späteren Blätter entspricht die Apikalöffnung in ihrem Bau im Prinzip vor allem derjenigen von wasserbewohnenden Monokotylen (vgl. Sauvageau 1891). Das Gemeinsame in ihrer Ausgestaltung liegt vor allem in der direkten Verbindung der an der Spitze verbreiterten Wasserleitungsbahnen mit der Außenwelt. Ich beobachtete z. B. häufig ältere, stark guttierende Blätter, deren Spitzen auch auf weitere Strecken verrottet waren. Auch geköpfte Blätter zeigten sich in keiner Weise beeinflußt, sie blieben frisch und guttierten kräftig weiter. Nach $^1/_2$ Stunde sammelten sich an einem geköpften Blatt bereits deutlich wahrnehmbare Wassertropfen, falls die übrigen Bedingungen zur Guttation erfüllt waren. Die Tatsache der starken Guttation dieser Wasserpflanzen steht in Zusammenhang mit ihrem feuchten Standort. Das *Pilularia*-Beet zeigte durch seine Guttation in Sommernächten, daß in der in Frage kommenden geringen Höhe der Blattspitze von 4—8 cm über der Wasseroberfläche besonders leicht die Luft mit Feuchtigkeit gesättigt ist.

Über die Ursache und Bedeutung der Guttation sind in den einzelnen physiologisch angelegten Arbeiten (vgl. Literaturverzeichnis) die verschiedensten Ansichten geäußert worden, auf die ich nur kurz ergänzend eingehen möchte. Durch meine Versuche kann ich bestätigen, daß die Wassersekretion auf einer Aktivität der Pflanze beruht, die nicht zum wenigsten in der Wurzel lokalisiert ist, also auf Wurzeldruck schließen

läßt. Ich beobachtete in derselben wassergefüllten Schale, die mit einer Glasglocke überdeckt war, im selben Versuch dreierlei Blätter: die oberen Enden solcher Blätter, die vorsichtig unter Wasser dicht an der Basis vom Rhizom abgetrennt waren, solche, an denen das Rhizom belassen, aber die Wurzeln entfernt waren, und solche mit Rhizom und Wurzeln. Es stellte sich heraus, daß nur bei Vorhandensein der Wurzeln eine Guttation eintrat, in den beiden anderen Fällen dagegen nicht. Ob jedoch nicht bei normaler Guttation der Wurzeldruck durch die Tätigkeit des Blattgewebes unterstützt werden kann, diese Frage muß offen bleiben. Eine allgemeine Schädigung der abgeschnittenen Blätter konnte nicht vorliegen, da ich in anderen Versuchen beobachtete, daß liegende, abgeschnittene Blätter sich negativ geotropisch aufrichteten und ihr Wachstum eine ganze Zeit lang fortsetzten.

Was die Bedeutung der Guttation anbetrifft, so betrachtet Volkens (1883) sie als Regulierungsvorrichtung für die hydrostatischen Druckverhältnisse im Blatt. Er bezeichnet den Sekretionsapparat direkt als ein „Ventil, welches beim Sinken der Transpiration die Verminderung des hydrostatischen Druckes in den Gefäßen ermöglicht". Außerdem sind sich alle Autoren einig, daß die Guttation einen wenn auch nicht vollwertigen Ersatz für die unter den erwähnten Bedingungen verhinderte Transpiration darstellt. Schon Duchartre (1859) nennt die Guttation nicht unpassend „eine nächtliche liquide Transpiration, welche die gewöhnliche gasförmige Transpiration am Tage ersetzt" (nach Volkens 1883, S. 169). Daß diese ohne Schaden für das Gedeihen der Pflanzen fehlen kann, konnte ich an meinen Kulturen feststellen. Ich brachte einige kräftige Rhizome aus dem Freien auf Erde und hielt sie unter einer Glasglocke bei einer Zimmertemperatur von 19° C. Es trat bereits nach 1 Stunde Guttation ein. Ich ließ sie dann längere Zeit in der mit Feuchtigkeit gesättigten Luft; sie bildeten reichlich kräftige Blätter, die andauernd guttierten, und zwar in jungem Zustand besonders stark. Es ist daher, wie auch Sauvageau (1891) durch den Nachweis der Guttation von submersen Wasserpflanzen bewies, der Pflanze die Möglichkeit gegeben, bei Ausschluß der Transpiration auf diesem Wege den zum Stofftransport notwendigen Wasserstrom zu erzeugen.

III. Die Blattentrollung.

Um die Wachstumsvorgänge im jungen Blatt, die die Blattentrollung verursachen, durch Längenmessung besser, als es bei *Pilularia* möglich wäre, verfolgen zu können, wählte ich als größeres und daher günstigeres Objekt *Osmunda regalis*, das mir in der Farnschlucht des botanischen Gartens reichlich zur Verfügung stand. Ich gelangte daran zu Ergebnissen, die ich bei *Pilularia* durch anatomische Untersuchungen bestätigen konnte.

An verschiedenen *Osmunda*-Pflanzen kennzeichnete ich einige junge Blätter und beobachtete deren Wachstum. Die Pflanzen blieben an ihrem Standort im Freien und waren den natürlichen Wachstumsbedingungen des Frühjahrs 1928 unterworfen. Ich buchte täglich genau Temperatur, Barometerstand und Feuchtigkeitsgehalt der Luft, um im Falle geminderten oder gesteigerten Wachstums beurteilen zu können, ob äußere Bedingungen diese Schwankungen verursacht hätten. Ich stellte fest, daß trotz mangelnder Konstanz der Außenbedingungen meine Messungen im Prinzip Resultate ergaben, die sich wenig von denen anderer Wachstumsmessungen unter konstanten Außenbedingungen unterschieden (vgl. die Untersuchungen an Wurzeln von Sachs 1873 und Müller 1869). Da ich über die Verteilung des Längenzuwachses am ganzen Blatt und die Wachstumsgeschwindigkeit verschiedener Regionen Aufklärung erhalten wollte, teilte ich das gesamte Blatt durch künstliche Marken in einzelne Abschnitte, die im folgenden als „Intervalle" bezeichnet werden mögen. Zu diesem Zweck befreite ich den Blattstiel und später die Spindel, soweit notwendig, von der filzigen Behaarung und brachte auf seiner Rückenseite Tuschemarken im Abstand von 1 cm an, sowohl auf dem schon gestreckten unteren Teil des Stieles als auch auf der äußeren Spiralwindung, soweit es ohne Beschädigung der jüngeren Blatt-Teile möglich war. Die Photographie Abb. 41 stellt eine solche mit Tuschestrichen versehene *Osmunda*-Pflanze dar. Die Abstände der Tuschemarken wurden täglich mit dem Stechzirkel gemessen und notiert. Die Notizen ergänzte ich durch Aufskizzieren der Blattumrisse, wie es die Abb. 56 a—h zeigen. (Die gestrichelte Linie deutet den von älteren Blatteilen verdeckten Teil der Spirale an.) Die Skizzen erlauben ein Ablesen der Lage der einzelnen Intervalle an den verschiedenen Beobachtungstagen. Als wertvolle Ergänzung dieser schematischen Umrißzeichnungen diente mir ein Filmstreifen, der in 120 Bildern die Entfaltungsbewegungen mehrerer *Osmunda*-Blätter an einer in Kultur genommenen Pflanze zeigt. Eine *Osmunda*-Pflanze, deren Blätter eben den Erdboden durchbrochen hatten, pflanzte ich in einen großen Kübel und stellte diesen vor ein Südfenster mit Verdunkelungsvorrichtung. Die Pflanze erhielt bei offenem Fenster das zum Wachstum nötige Tageslicht, und zugleich konnten bei geschlossenem Fenster die Aufnahmen, die in Abständen von 3 Stunden vorgenommen wurden, bei stets gleichmäßiger künstlicher Beleuchtung und gleicher Einstellung erfolgen. Die Entfernung des Apparates vom Objekt mußte wegen der Zunahme seiner Größe zweimal verändert werden. Der Film, von dem hier die Abb. 57 a—d wiedergegeben sind, gibt eine Vorstellung von den Entrollungsbewegungen, auf deren Studium es mir allein ankam, und von den äußerst verwickelten anderen Bewegungen, die diese begleiten, und die unten zum Teil noch zu erwähnen sein werden.

Für die folgenden Ausführungen greife ich eines der neun beobachteten Blätter heraus. Die Ergebnisse meiner Messungen sind in den Kurven Abb. 53—55 und den Skizzen Abb. 56 zusammengestellt. Die

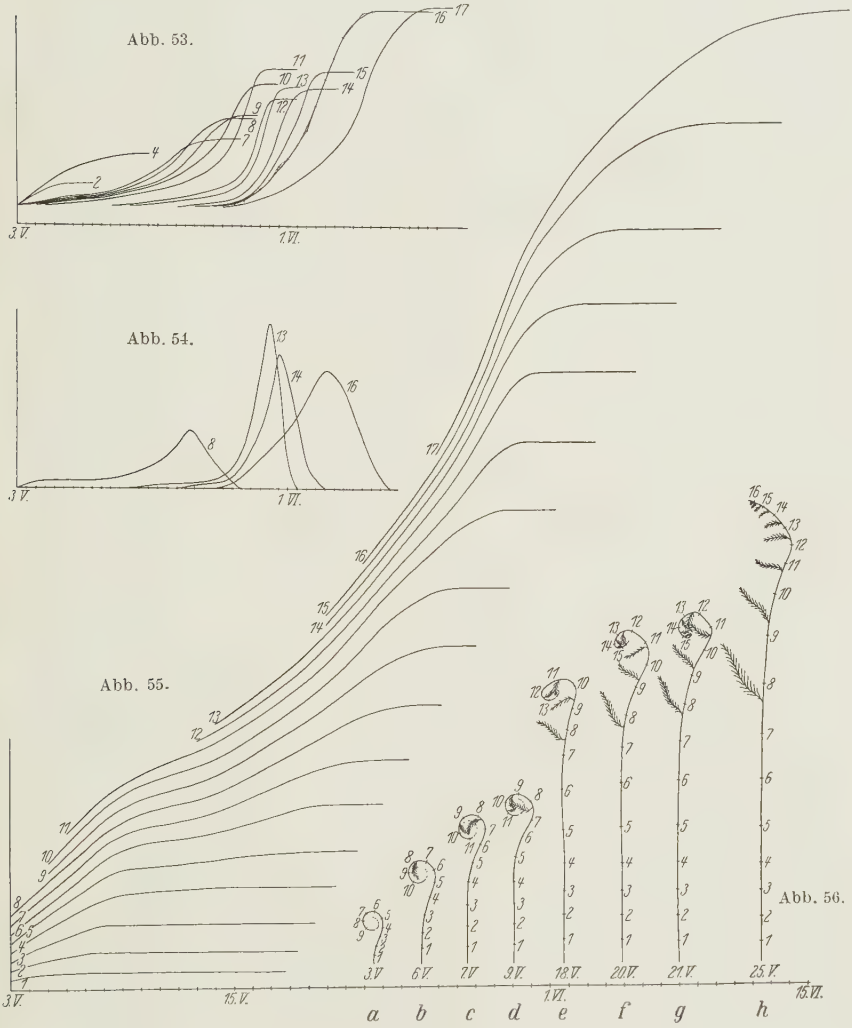


Abb. 53–55. Kurven zur Blattentrollung von *Osmunda regalis*.
Abb. 53. Wachstumskurven. — Abb. 54. Zuwachskurven. — Abb. 55. Summation der Wachstumskurven. — Abb. 56. Skizzen zur Entrollung eines Blattes.

Abb. 53 gibt die *Wachstumskurven* mehrerer einzelner Intervalle wieder, die sich zu Beginn der Beobachtung in verschiedener Höhenlage am Blatt befanden, wie aus den Skizzen (Abb. 56 a, b, e, f, h) zu ersehen ist. Die Bezifferung der Kurven in Abb. 53—55 stimmt mit der-

jenigen der Intervalle überein. In den Kurven Abb. 53 entspricht der Einheit der Abszissenachse immer der Unterschied zweier aufeinanderfolgenden Beobachtungszeiten, in diesem Falle 24 Stunden. Die zugehörige Ordinate gibt die Länge des Intervalles an dem betreffenden Tage an. Die empirischen Kurven wiesen verschiedene Unebenheiten auf, die aber so klein waren, daß durch ihre Beseitigung der Kurvenverlauf sich nicht wesentlich änderte, weshalb ich die Kurven im allgemeinen in der ausgeglichenen Form wiedergebe (zum Vergleich zeichnete ich die Kurve 16 in der geglätteten und der ursprünglichen Form übereinander). Aus der Abb. 53 geht hervor, daß die Kurven 14 bis 17 alle einen ähnlichen Verlauf nehmen. Es handelt sich um typische Wachstumskurven, die mit fast horizontalem Anlauf erst langsam, dann rascher ansteigen bis zu einem Punkt maximaler Steigung, um dann nach langsamem Weitersteigen allmählich wieder horizontal auszulaufen. Es prägt sich also darin das Anschwellen und Wiedernachlassen des Wachstums aus („große Periode", Sachs 1872). Die scheinbar abweichenden Kurven 2 und 4 stellen nur das Endstück einer ganzen Kurve dar, da die Intervalle, auf die sie sich beziehen, bereits einen Teil ihrer Wachstumsperiode hinter sich hatten, als die Beobachtung begann, während für die Kurven 14 und 15 z. B. die Messung in weit jüngerem Zustand der Intervalle einsetzte, wie sich aus einem Vergleich der Skizze 56 f (Intervall 14 und 15) mit 56 a (Intervall 2 und 4) unter Berücksichtigung der übrigen Teilabbildungen von Abb. 56 ergibt.

Den Grad der Steigung obiger Kurven geben die *Zuwachskurven* Abb. 54 an, wo zu jedem Tag die Länge des Zuwachses eines Intervalles als Ordinate aufgetragen wurde. Jede Kurve stellt also die Zuwachse an den verschiedenen Tagen dar und kennzeichnet durch ihr Maximum direkt die Stelle des Maximalzuwachses. Es geht daraus hervor, daß dieses Maximum nicht über dem Abszissenpunkt der Zeitmitte der Wachstumsperiode liegt, sondern gegen ihr Ende hin verschoben ist, und daß die Maxima der Kurven um so später auftreten, je höher die Ordnungszahl der Intervalle ist (vgl. Kurve 13, 14, 16 in Abb. 54). Jedes Intervall erreicht im Durchschnitt 1—2 Tage später sein Maximalwachstum als das vorhergehende.

Für die nicht in Kurven wiedergegebenen Zuwachsmaxima gebe ich nur die Lage an. Es erreichte an dem untersuchten Blatt sein Zuwachsmaximum:

Intervall	1	am 4. V.	Intervall	10	am 26./27. V.
„	2	„ 5. V.	„	11	„ 28. V.
„	3	„ 5. V.	„	12	„ 29. V.
„	4	„ 6. V.	„	13	„ 30. V.
„	5	„ 8. V.	„	14	„ 1. VI.
„	6	„ 14. V.	„	15	„ 4. VI.
„	7	„ 20. V.	„	16	„ 5. VI.

Intervall 8 am 21./22. V. Intervall 17 am 10. VI.
„ 9 „ 22. V.

Die Gesamtlänge des Blattes an den verschiedenen Tagen wird dargestellt durch die Abb. 55, die durch *Summation der Wachstumskurven* sämtlicher 17 Intervalle entstand. Die Ordinate im Anfangspunkt stellt die meßbare Blattlänge zu Beginn der Beobachtung, die im Endpunkt die Länge des ausgewachsenen Blattes dar. Die dazwischenliegenden Ordinaten ordnen jedem Beobachtungstag die entsprechende Blattlänge zu. Die Kurve 17, die die Kurve der Blattspitze ist, ergibt, daß auch im Wachstum des gesamten Blattes eine „große Periode" erkennbar ist. Ihren Anfang muß man sich ergänzt denken, da, wie schon erwähnt, die Intervalle der Blattspitze erst nach einer gewissen Zeit der Beobachtung zugänglich werden. Ein Vergleich der Einzelkurven in Abb. 55 zeigt wieder, daß die ersten Kurven (1, 2, 3 ff.) sehr bald in die Horizontale übergehen, also bei Beginn der Beobachtung schon am Ende ihrer „großen Periode" standen, während von den späteren Kurven (7, 8 ff.) ein immer größeres Stück aufgezeichnet werden konnte, ehe sie horizontal auslaufen. Dementsprechend ist auch an jedem Beobachtungstage der Beitrag der Einzelordinaten zur Gesamtordinate für die höheren Kurven (z. B. 13, 14, 15) größer als für die ersten (2, 3), wie aus der Abbildung hervorgeht. Es wächst also der Anteil am Aufbau des Blattes für jedes nächst jüngere Intervall, bis schließlich auch die Blattspitze sich daran beteiligt und ihre volle Wachstumskurve durchläuft. In diesem Punkt unterscheiden sich die obigen Wachstumskurven von den sonst ganz ähnlich verlaufenden der von Sachs (1872) studierten Keimwurzeln. Bei den Sachsschen Beobachtungen handelt es sich um Objekte mit unbegrenztem, bei meinen um solche mit begrenztem Wachstum.

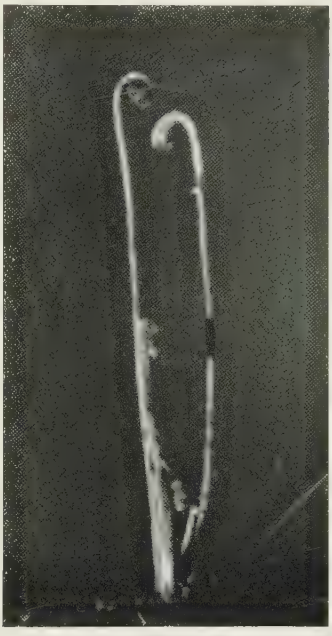
Fassen wir zusammen, so würde sich das *Wachstum* eines *Osmunda*-Blattes, das sich in den untersuchten Fällen durchweg über 6 Wochen erstreckte, folgendermaßen gestalten. Die Entfaltung des Blattes setzt damit ein, daß sich die Spirale auflockert, indem die Radien der Spiralwindungen sich vergrößern. Dieser Vorgang der Blattentrollung beruht ebenso wie die voraufgegangene Einrollung auf einem einseitig stärkeren Wachstum. Das anatomische Bild ergibt z. B. bei *Pilularia*, daß schon zu Beginn der Einrollung ein Zellkomplex der Rückenseite dem entsprechenden bauchständigen voraneilt (siehe unter C II b). Bei der Entrollung wird dann das „versäumte" Wachstum der Bauchseite nachgeholt, während das Wachstum auf der Rückenseite in dieser Zeit fast stillsteht, was sich in der minimalen Längenzunahme der entsprechenden Intervalle äußert (vgl. Kurve 8 in Abb. 54 und die Skizzen 56 a—d). Auf diese Weise kommt der symmetrische Bau zustande, den das ausgewachsene Blatt bezüglich Zellenzahl und Zellenlänge von Dorsal-

und Ventralseite aufweist. Die Zeit, die die beobachteten *Osmunda*-Blätter bis zu ihrer Entrollung beanspruchten, schwankte zwischen 3 und 4 Wochen, und das gestreckte Blatt setzte noch etwa 2—3 Wochen sein Wachstum fort. Im Verlauf der Entrollung werden die dem gestreckten Teil des Blattstieles bzw. der Blattspindel zugewandten Bogenstücke der Spirale (Intervall 4 und 5 in Abb. 56 a) allmählich in eine Gerade übergeführt, während im Innern der Spirale gleichzeitig jüngere, bisher verdeckte Teile des Blattes sichtbar werden (vgl. z. B. Intervall 11 in Abb. 56 b, das in Abb. 56 a noch nicht vorhanden ist). So ändert jedes Intervall mit zunehmender Entrollung des Blattes seine relative Lage zur Blattspirale. Diese „Wanderung" läßt sich z. B. für Intervall 7 durch einen Vergleich der Skizzen 56 a—h verfolgen. Mit zunehmender Entfernung des Intervalles von der Spirale setzt ein intensiveres Längenwachstum ein (vgl. Intervall 10 in Abb. 56 f und Kurve 10 in Abb. 53), das sich langsam steigert, bis es bei einer Lage etwa von Intervall 8 in Abb. 56 g sein Maximum erreicht, um dann wieder nachzulassen (vgl. Kurve 8 in Abb. 53 und 54). Jedes Intervall macht also in einer bestimmten Entfernung von der Spirale seine stärkste Streckung durch, sodaß diese Region des Blattes als seine Hauptwachstumszone bezeichnet werden kann. Die einzelnen Intervalle erreichen das Gebiet der Hauptstreckung entsprechend ihrem Alter nacheinander, wie das Weiterrücken der Maxima der Kurven 13, 14, 16 mit der Zeit (Abb. 54) ausdrückt. Sobald die Spirale entrollt ist, rückt die Hauptstreckungszone weiter nach der Spitze des Blattes zu, während die hinter ihr liegenden Zonen allmählich ihr Wachstum einstellen. Schließlich streckt sich nur noch die Spitze am sonst ausgewachsenen Blatt (vgl. Kurve 17 in Abb. 55).

Auf die die Blattentrollung begleitenden Bewegungserscheinungen möchte ich nur kurz hinweisen. Bei der aufmerksamen Betrachtung der Objekte mit bloßem Auge, besonders aber beim Studium des Filmstreifens, zeigte sich, daß die Farnblätter außer der Entrollungsbewegung verschiedene andere höchst komplizierte Bewegungen in der Blattstiel- und in der Spiralregion ausführen, die den Gegenstand besonderer reizphysiologischer Untersuchungen bilden müssen. Man vergleiche die Filmaufnahmen Abb. 57 a—d, deren Teilabbildungen in Zeitabständen von 3 Stunden entstanden sind.

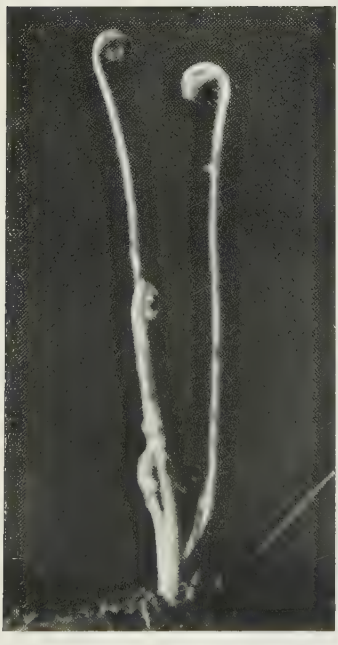
Die physiologische Tatsache, daß alle Querzonen des Blattes nacheinander die erwähnte „große Periode" durchlaufen, findet ihre anatomischen Begleiterscheinungen in den drei Phasen der Entwicklung: Zellteilung — Zellstreckung — Differenzierung. Für ihr Studium eignen sich die Blätter von *Pilularia* besonders gut, da sie aufgehellt und gefärbt als Totalpräparate untersucht werden können, sodaß sich die Anatomie aller Regionen des Blattes im Zusammenhang verfolgen läßt, was bei

a



b

c



d

Abb. 57. Photographien zur Blattentrollung einer *Osmunda*-Pflanze.

Osmunda und den meisten anderen Farnen ganz ausgeschlossen ist. Eine ziemlich scharfe Abgrenzung der drei Phasen gegeneinander läßt sich mit Hilfe der Gefäßprimanen vornehmen. Diese werden schon differenziert, wenn die übrigen Zellen des Querschnitts noch in der Phase der Teilung sich befinden, und sind meist in Zweizahl (seltener in Ein- oder Dreizahl) vorhanden, kurzzellig und mit dicht gelagerten Ringen versehen, solange die Phase der Zellteilung andauert. Die Ringe rücken in der Phase der Streckung auseinander, wodurch diese Region des Blattes deutlich zu erkennen ist. Hört die Streckung der Elemente auf, so erkennt man an der Differenzierung der übrigen Zellen, daß die dritte Phase erreicht ist. Es werden zahlreiche, großlumige, langgestreckte Zellen zu Tracheïden mit dicht gelagerten Ring- und Schraubenverdickungen ausgebildet, und zwar in zunehmendem Maße mit der Entfernung von der Spitze, bis der Zustand des ausgewachsenen Blattes erreicht ist.

Schon ganz einfache Beobachtungen zeigten, daß die Entfaltungsbewegungen bei *Pilularia* im Wesen die gleichen sind wie bei *Osmunda*: Die an diesem Farn gewonnenen physiologischen Ergebnisse lassen sich daher auf *Pilularia* übertragen.

Die vorliegende Arbeit wurde im Botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. P. Claußen, sage ich ehrerbietigen Dank für die unermüdliche Teilnahme, die er allzeit meiner Weiterbildung entgegengebracht hat.

Literaturverzeichnis.

de Bary, A.: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. — **Bower, F. O.:** Comparative Morphology of the Leaf of the vascular Cryptogams and Gymnosperms. Philos. Trans. roy. Soc. Lond. **175**, Teil II, 565—615 (1884). — **Braun, A.:** Neue Untersuchungen über die Gattungen *Marsilia* und *Pilularia*. Stzber. kgl. preuß. Akad. Wiss. Berlin 1870, 653—753. Berlin 1871. — **Burgerstein, A.:** Die Transpiration der Pflanzen, Teil 1: 1904; 2: 1920; 3: 1925. Jena 1904—25. — **Campbell, D. H.:** The Development of *Pilularia globulifera* L. Ann. of Bot. **2**, 233—264, Taf. XIII—XV (1888). — **Goebel, K.:** Organographie der Pflanzen, 2. Aufl. Teil II: Spezielle Organographie; H. 2: Pteridophyten. Jena 1918. — **Haberlandt, G.:** Physiologische Pflanzenanatomie, 6. Aufl. Leipzig 1924. — **Hanstein, J.:** Die Befruchtung und Entwicklung der Gattung *Marsilia*. Jb. f. wiss. Bot. **4**, 197—260, Taf. X bis XIV. Leipzig 1865—66. — Pilulariae globuliferae generatio cum Marsilia comparata. Bonnae 1866. — **Johnson, D. S.:** On the Leaf and Sporocarp of *Pilularia*. Bot. Gaz. **26**, 1—24, Taf. I—III (1898). — On the Development of the Leaf and Sporocarp in *Marsilia quadrifolia* L. Ann. of Bot. **12**, 119—145, Taf. X—XII (1898). — **Kny, L.:** Die Entwicklung der Parkeriaceen, dargestellt an *Ceratopteris thalictroides* Brongn. Nova acta ksl. Leop.-Carol. dtsch. Akad. Naturforscher **37**, 1—80, Taf. 18—25. Dresden 1875. — **Leitgeb, H.:** Zur Embryologie der Farne. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. **77**, 1. Abt., 222 bis 242 (1878). — Studien über die Entwicklung der Farne. Ebenda **80**,

1. Abt., 201—226, 1 Taf. (1879). Wien 1880. — **Mettenius, G.:** Beiträge zur Kenntnis der Rhizocarpeen, Taf. I—III. Frankfurt 1846. — **Meunier, A.:** La Pilulaire. Etude anatomico-génétique du sporocarpe chez la *Pilularia globulifera*. Cellule **4**, 319—400, Taf. I—IV (1887). — **von Minden, M.:** Beiträge zur anatomischen und physiologischen Kenntnis wassersezernierender Organe. Bibliotheca botanica, H. 46, Taf. I—VII. Stuttgart 1899. — **Müller, N. J. C.:** Vorläufige Notiz über die Wachstumserscheinungen der Wurzel. Bot. Ztg **27**, 370—374, Taf. V. Leipzig 1869. — **Nestler, A.:** Kritische Untersuchungen über die sogenannten Wasserspalten. Nova acta Leop.-Carol. dtsch. Akad. Naturforscher **64**, 139—174, Taf. IV u. V. Halle 1895. — **Neumann-Reichardt, E.:** Anatomisch-physiologische Untersuchungen über Wasserspalten. Beitr. allg. Bot. herausgeg. von Haberlandt **1**, 301—340, Taf. VII—XII. Berlin 1918. — **Potonié, H.:** Über die Zusammensetzung der Leitbündel bei den Gefäßcryptogamen. Jb. kgl. bot. Gartens u. Mus. Berlin **2**, 233—278, 1 Taf. Berlin 1883. — **Russow, E.:** Vergleichende Untersuchungen der Leitbündelcryptogamen. Mém. Acad. impér. Sci. St.-Pétersbourg, sér. VII, **19**, Nr 1, 1—207, Taf. I—XI. Petersburg 1872. — **Sachs, J.:** Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. bot. Inst. Würzburg **1**, 385—474, H. 3, 1873. Leipzig 1874. — **Sadebeck, R.:** Zur Wachstumsgeschichte des Farnwedels. Verh. bot. Ver. Prov. Brandenburg **15**, 116—132, Taf. III u. IV. Berlin 1873. — **Sauvageau, C.:** Sur les Feuilles de quelques Monocotylédones aquatiques. Ann. des Sci. natur., sér. VII (Bot.) **13**, 103—296. Paris 1891. — **Schneider, F.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Marsiliaceen. Flora **105**, 347—369. Jena 1913. — **Schwendener, S.:** Die Mestomscheiden der Gramineenblätter. Gesammelte bot. Mitt. **2**, 169—194. Berlin 1898. — **Stahl, E.:** Zur Physiologie und Biologie der Exkrete. Flora **113**, 1—131. Jena 1920. — **Volkens, G.:** Über Wasserausscheidung in liquider Form an den Blättern höherer Pflanzen. Jb. kgl. bot. Gartens u. Mus. Berlin **2**, 166—209, Taf. IV—VI. Berlin 1883. — **Weinrowsky, P.:** Untersuchungen über die Scheitelöffnungen bei Wasserpflanzen. Diss. (Sep. aus Beitr. z. wiss. Bot. von Fünfstück). Berlin 1898. — **Zawidzki, S.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Salvinia natans*. Beih. z. Bot. Zbl. **28**, 1. Abt., 17—65. Dresden 1912.

Lebenslauf.

Ich, KÄTE FUNKE, wurde am 21. Juli 1900 als Tochter des Pfarrers WILHELM FUNKE zu Breckerfeld, Kreis Hagen i/W., geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

Nach dreijährigem Volksschulunterricht wurde ich Ostern 1910 in die Sexta der Rektoratschule meiner Vaterstadt aufgenommen. Ostern 1915 trat ich in das Städtische Lyzeum zu Neuwied a/Rh. ein und ging anschließend auf die realgymnasiale Studienanstalt in Unterbarmen über, wo ich Ostern 1921 die Reifeprüfung bestand. Dann besuchte ich die Seminarklasse des Städtischen Oberlyzeums zu Hagen i/W., wo ich Ostern 1922 das Lehrbefähigungszeugnis erhielt.

Nach 2½jähriger privater Lehrtätigkeit begann ich im Winter 1924/25 in Marburg das Studium der Naturwissenschaften in Biologie, Chemie, Mathematik. Das WS 1926/27 führte mich nach München, vom WS 1927/28 ab setzte ich mein Studium in Marburg fort. Hier arbeitete ich seit Frühjahr 1928 an einer botanischen wissenschaftlichen Arbeit, die im Januar 1929 von der Fakultät als Preisarbeit anerkannt und im Herbst 1930 als Dissertation angenommen wurde. Das Rigorosum bestand ich am 10. Dezember 1930.

Im Juli 1931 bestand ich die wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt an höheren Schulen und im September 1932 die pädagogische Prüfung. Seitdem halte ich mich in Hannover auf.

Meine akademischen Lehrer waren
in München: die Herren Prof. v. Frisch, Prof. Seiler, Prof. Goetsch;
in Marburg: die Herren Prof. Claussen, Prof. Nordhausen, Geh. Reg.-Rat v. Auwers, Prof. Meerwein, Prof. Strecker, Prof. Schaefer, Prof. Hasse, Prof. Neumann, Prof. Jaensch, Prof. Mahnke.

Ihnen allen möchte ich herzlich danken.